АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ VOLUME XXV ВЫП. FASC. 2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1946

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

ВЫПУСК 2 ТОМ XXV 1946

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина Государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ КОШКИ К ЗАРАЖЕНИЮ СРЕДНЕАЗИАТСКИМИ ШТАММАМИ СПИРОХЕТ КЛЕЩЕВОГО ВОЗВРАТНОГО ТИФА (SPIROCHAETA SOGDIANUM)

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ и А. Ф. ЧЕСКИС

Отдел паразитологии ВИЭМ[1]

Чувствительность кошек к заражению спирохетами клещевого возвратного тифа исследовалась некоторыми авторами применительно к разным штаммам спирохет различного географического распространения.

Так, Ремлингер и Байли (Remlinger a. Bailly, 1929) использовали марокканский штамм Sp. hispanicum для заражения котят интраперитонеально, назально и через конъюнктиву. Однако трехмесячного котенка удалось заразить, а четыре котенка оказались невосприимчивыми к внутрибрюшинному и внутримозговому заражению.

Делано (Delanoe, 1931) отметил, что среди диких кошек в районе El Boroпу новорожденные котята были подвержены спонтанному заражению Sp. hispanicum var. maroccanum Nicolle и Anderson (1928) с типичной картиной заболевания и с множеством спирохет в крови.

Сержент (A. Sergent, 1935) не мог заразить трех кошек алжирским штаммом Sp. hispanicum var. maroccanum при подкожном введении.

Брумт (Brumpt, 1936) указывает, что очень молодые котята восприимчивы к заражению Sp. hispanicum.

Л. Попов сообщает о заражаемости кошек азербайджанским штаммом клещевого рекурренса.

Пестрота результатов этих работ, очевидно, объясняется различиями штаммов спирохет и индивидуально-возрастным состоянием подопытных животных.

В ряде работ по изучению чувствительности различных животных к заражению спирохетами клещевого возвратного тифа нам казалось целесообразным исследовать аналогичные отношения кошек к некоторым штаммам спирохет среднеазиатского происхождения. Выяснение этого вопроса связано с близким сообитанием кошек и людей, в силу чего кошки могут играть роль посреднического звена в процессе циркуляции возбудителя клещевого возвратного тифа в ближайшем окружении человека.

Методика

Для работы были взяты из богатой коллекции штаммов клещевого возвратного тифа, хранящейся на кафедре общей биологии и паразиталогии имени акад. Е. Н. Павловского Военно-медицинской академии имени Кирова три штамма: один в клещах Ornithodorus papillipes, добытых в Хороге (Западный Памир, Г. Змеев[2], 1939), и два в клещах

[1] Работа была выполнена в Отделе паразитологии ВИЭМ до его переформирования.

[2] Экспедиция Таджикского филиала Академии Наук СССР на Памир, 1936 г.

того же вида, взятых в разных биотопах в Киргизии (г. Ош, его окрестности. П. Петрищева[3], 1938).

Опыты ставились на одиннадцати кошках разного возраста; инокулировалась кровь морских свинок с спирохетами в ней. Кровь кошек исследовалась ежедневно в толстой капле, окрашенной по Романовскому. Также ежедневно измерялась температура; по мере необходимости кровь кошек впрыскивалась морским свинкам для выяснения скрытого спирохетоза. (В дальнейшем эта процедура будет называться коротко субинокуляцией крови кошек свинкам.)

Результаты опытов

1. Двухмесячный котенок. Заражение штаммом Ош через конъюнктиву 29.VIII. Температура нормальная; спирохет в крови визуально не наблюдается. На шестой, девятый, десятый и двенадцатый день субинокуляция крови свинкам №№ 28—31. Заражения нет.

2. Двухмесячный котенок. Заражение через конъюнктиву штаммом Ош 29.VIII. Повышения температуры и спирохет нет. Субинокуляция на шестой и десятый день свинкам №№ 32—33 с положительным результатом. В крови свинок много спирохет.

3. Двухмесячный котенок. Заражение через конъюнктиву штаммом Ош. Ни повышения температуры, ни спирохет в крови. Субинокуляция на шестой, двенадцатый и пятнадцатый день свинкам №№ 34, 35, 36 с отрицательным результатом.

4. Трехмесячный котенок. Инокуляция под кожу 2 см^3 крови морской свинки с множеством спирохет штамма Хорог. Повышения температуры и спирохет до тринадцатого дня нет. Субинокуляция на девятый и десятый день свинкам №№ 5 и 6 безрезультатна, а на двенадцатый день свинка № 12 заражается, обилие спирохет в крови. Котенок пал на четырнадцатый день. Кровь из сердца впрыснута свинке; заражения нет.

5. Шестимесячный котенок. Введено под кожу 3 см^3 крови свинки со спирохетами штамма Хорог. До двадцать второго дня повышения температуры и спирохет нет. Субинокуляция на восьмой, одиннадцатый, шестнадцатый, семнадцатый день свинкам №№ 13, 14, 16, 17 безрезультатна. На двенадцатый день свинка № 15 дает явный спирохетоз. Убита на двадцать второй день, в мазках из органов видимых спирохет нет; субинокуляция крови эмульсии мозга свинкам №№ 18 и 19 заражения не дала.

6. Семимесячный котенок. Заражение через конъюнктиву штаммом Хорог. До восемнадцатого дня повышения температуры и спирохет нет. Субинокуляция на тринадцатый день заражает свинку № 20; субинокуляция на пятнадцатый и семнадцатый день свинкам №№ 21 и 22 безрезультатна.

7. Десятимесячный котенок. Введено под кожу 3 см^3 крови свинки со спирохетами штамма Хорог. Пал на седьмой день; в мазках из органов спирохет не обнаружено. Эмульсия мозга заразила свинку № 12.

8. Десятимесячный котенок. Введено под кожу 5 см^3 крови свинки со спирохетами штамма Киргизия. До двадцать второго дня повышения температуры и спирохет нет. Субинокуляция на одиннадцатый и пятнадцатый день заражает свинок №№ 1 и 2. Субинокуляция на семнадцатый и девятнадцатый день заражения не дает. Кормлением на девятнадцатый день на этой кошке не удалось заразить Orn. papillipes.

9. Девятнадцатимесячная кошка. Заражение через конъюнктиву штаммом Ош. До девятого дня нет ни повышения температуры, ни спирохет. Субинокуляция на шестой день свинке № 24 положительная, а на девятый, двенадцатый и пятнадцатый день свинкам №№ 25, 26 и 27 отрицательная.

10. Двухлетняя кошка. Введен под кожу и в конъюнктиву штамм Хорог, в течение месяца ни спирохет, ни повышения температуры. Субинокуляция на одиннадцатый, четырнадцатый и семнадцатый день свинкам №№ 9, 10 и 11 отрицательна.

11. Старая кошка. Введено под кожу 2 см^3 крови свинки с спирохетами штамма Хорог. До десятого дня спирохет и повышения температуры нет. Субинокуляция на десятый день свинке № 23 дала заражение.

Выводы

1. Домашняя кошка чувствительна к заражению спирохетами клещевого рекурренса штаммов Хорог (Западный Памир) и Киргизия (Ош) при подкожном или конъюнктивальном введении крови морских свинок с спирохетами указанных штаммов.

---

[3] Экспедиция отдела паразитологии ВИЭМ в Киргизию 1935 г.

2. Инфекция спирохетами оказывается скрытой и не сопровождается поднятием температуры. Инфекция проявляется при впрыскивании крови кошки или эмульсии ее мозга морским свинкам.

3. Из одиннадцати кошек и котят восемь в возрасте от двух месяцев до старости дали скрытый спирохетоз.

4. Субинокуляция крови кошек и котят со скрытым спирохетозом дает у свинок явный спирохетоз при взятии крови у кошек и котят на шестой — пятнадцатый день после заражения их самих спирохетами тех же штаммов. Эти сроки указывают предел в поставленных опытах, но возможны и другие комбинации.

5. Возможность экспериментального перехода скрытого спирохетоза в явный в условиях наших опытов ограничена всего единичными днями инфицирующего состояния крови кошек и котят.

6. Опыты ставились на котятах и кошках, бывших под экспериментами с дизентерийными амебами.

7. Практическое значение кошек как возможных звеньев циркуляции спирохет клещевого рекурренса зависит от возможности заражения клещей-переносчиков на котятах и кошках с активным и скрытым спирохетозом, что должно стать предметом специальной работы.

8. Возможность получения кошками и котятами спирохет клещевого рекурренса в условиях житейской обстановки вполне реальна: в жилых комнатах местного или частично модернизованного жилья нередки норы крыс, обитаемые Ornithodorus papillipes, которые могут получать спирохеты от крыс и передавать их крысам, кошкам и человеку.

9. Остается невыясненной возможность заражения кошек спирохетами клещевого рекурренса при поедании ими инфицированных крыс.

THE SUSCEPTIBILITY OF THE CAT TO INFECTION WITH MIDDLE ASIATIC STRAINS OF THE SPIROCHAETA OF TICK-BORNE RELAPSING FEVER (SPIROCHAETA SOGDIANUM)

E. N. PAVLOVSKY, MEMBER OF THE ACADEMY, AND A. F. CHESKISS

Department of parasitology of the All-Union Institute of Experimental medicine

Summary

1. The domestic cat is susceptible to infection with the spirochaetae of tick-borne relapsing fever of the strains «Khorog» (Western Pamir) and «Khirghisia» (Osh) by means of subcataneous infection or instillation into the conjunctival sac of guinea pig blood containing spirochaetae of these strains.

2. Infection with spirochaetae remains latent and is not followed by a temperature rise. It can be revealed by injecting the blood or brain emulsion of the cat into a guinea pig.

3. Out of 11 cats and kittens of various age (from two months to several years) 8 acquired latent spirochaetosis.

4. Subinoculation of the blood of cats and kittens with latent spirochaetosis produces apparent spirochaetosis in guinea pigs if the blood is taken from them on the 6th — 15th day after their infection with spirochaetae of the same strains. These are the limits found in the experiments of the authors but other combinations are possible.

5. The possibility of an experimental transition of latent spirochaetosis into an apparent one was limited in our experiments by the circumstance that the infective condition of the blood of cats and kittens lasted only a few days.

6. The experiments were made on cats and kittens which earlier had been used for experiments with dysentery amoebae.

7. The practical significance of cats as eventual links in the circulation of tick-borne relapsing fever spirochaetae depends on the possibility or otherwise of the infection of ticks on cats and kittens suffering from active or latent spirochaetosis. This question must form the subject of a special study.

8. The possibility of cats and kittens becoming infected with spirochaetae of tick-borne relapsing fever under the usual conditions of life is quite real: rat holes being frequent in the aboriginal and partly also in the modernized dwellings. These holes are inhabited by the ticks Ornithodorus papillipes, which may obtain the spirochaetae from rats and transmit them to rats, cats and men.

9. The possibility of cats becoming infected with relapsing fever spirochaetae through feeding on infected rats remains uninvestigated.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

НОВАЯ ФОРМА СЕЗОННОЙ АДАПТАЦИИ У ЦЕСТОД (CESTODES) ОСЕДЛЫХ ПТИЦ

А. В. ФЕДЮШИН

Кафедра зоологии Омского сельскохозяйственного института им. С. М. Кирова

У паразитов, кроме морфо-физиологических адаптаций, следует различать адаптации экологического порядка. Среди последних особый интерес приобретают собственно биотические приспособления, обусловливаемые спецификой жизни дефинитивных и промежуточных хозяев, равно как и соответствующих стадий развития паразита. Сюда относятся: явление смены хозяев, стеноадаптивность (правило Фурмана), повышение плодовитости паразитов и т. д.

В настоящем сообщении описывается новая форма сезонной биотической адаптации у ленточных червей, паразитирующих у тетеревиных (Tetraonidae) и некоторых фазановых (Phasianidae) птиц, названная нами дестробиляцией [5].

Сущность этого явления заключается в следующем. При изучении сезонной динамики гельминтозов промысловых птиц на территории Западной Сибири (Омская область, Северовосточный Казахстан) нами установлено, что, начиная с октября и даже несколько раньше, наблюдается резкое падение интенсивности инвазии ленточными червями и менее резкое нематодами. Так, на основании 463 вскрытий за период с 1940 по 1942 г. установлено, что зараженность тетеревов и белых куропаток с конца мая по июнь включительно обычно достигает 100%, в августе — около 80%, в сентябре — 69,5%, в ноябре — 50% и в декабре — 20%. Объясняется это прежде всего повышением к осени иммунитета у молодых и взрослых птиц и, главное, изменением пищевого режима у тетеревиных птиц осенью, когда в пище последних начинают преобладать растительные объекты (ягоды, зерна) и новые заражения паразитическими червями становятся, таким образом, менее возможными. С переходом же птиц полностью на грубые древесные корма (сережки и почки берез и ивняка, хвои и т. п.), начиная с конца октября и в течение зимы, ленточные черви встречаются еще реже.

Однако, вопреки мнению о полной, якобы, естественной дегельминтизации под влиянием особенностей зимнего корма у тетеревиных птиц, паразитические черви, как оказывается, не совсем исчезают из кишечника хозяина. Исследование свыше 300 зимних (декабрь — февраль) тетеревов, рябчиков, белых куропаток из Омской области показало зараженность только ленточными червями тетеревов на 20%, белых куропаток на 50%, рябчиков на 13,5% и серых куропаток на 68,9%. Все паразитирующие в это время у тетеревиных птиц ленточные черви дестробилируют, т. е. отбрасывают всю свою стробилу, и сохраняются в слизистой кишечника в течение всей зимы в виде сколексов с 5—8 передними члениками. При недостаточно тщательном исследовании кишечника, особенно без помощи лупы, легко пропустить это явление и считать кишечники дегельминтизированными.

Явление дестробиляции нами было обнаружено еще в 1940 г. У та-

ких обычных для тетеревиных птиц ленточных червей, как Raillietina urogalli, R. cesticillus, Rhabdometra tomica и некоторые другие.

Обычно, начиная уже с сентября, наряду с полными экземплярами ленточных червей, встречались и сколексы (21%), но в это время еще возможны, повидимому, новые заражения. Но уже с октября — ноября, после выпадения снега и наступления морозов, у тетеревов, белых куропаток и рябчиков мы находим исключительно сколексы (100%). Очевидно, что в данном случае уже не может быть речи о свежих заражениях, и сколексы остались в кишечнике после дестробиляции. Более подробное исследование головок вполне подтвердило этот вывод: все головки имели совершено развитой вид и сохраняли по нескольку (от 5 до 8 штук) старых проглотид, часто полуразрушившихся и с большим количеством известковых телец. Следовательно, это не могли быть и так называемые диапаузирующие стадии ленточных червей, известные, например, для некоторых млекопитающих, впадающих в зимнюю спячку (Догель [1], Марков [3]).

Таким образом, осенью у тетеревиных, несмотря на переход их на грубые древесные корма (хвою, почки), полной дегельминтизации кишечника все же не происходит. Наблюдается своеобразная сезонная адаптация, заключающаяся во временном сокращении стробилы. Пролиферирующая ее часть со сколексом сохраняется до конца зимы, генеративная же — отбрасывается. Это явление, называемое нами дестробиляцией, целесообразно (адаптивно), поскольку способствует в наиболее трудное в смысле питания время меньшему ослаблению организма хозяина и лучшему переживанию в нем паразита. Потеря же генеративной части тела червя на зимний период, при отсутствии в это же время шансов на развитие потомства у гетероксенных паразитов, нисколько не отражается на благополучии вида. Сколексы сохраняются в кишечнике хозяина до конца зимы: февральские белые куропатки из Сале-Харда (северный полярный круг) еще имели сколексы. В конце зимы начинается отрастание новых стробил от зимовавших в кишечнике головок, и уже добытые в это время и ранней весной птицы сильно заражены ленточными червями. Крайне интересную картину инвазии дал, например, экземпляр тетерки [Lyrurus tetrix (L.)] № 595 (74), добытый 16 марта 1943 г. в Саргатском районе Омской области. В это время в лесу и на полях лежал еще сплошной снеговой покров и морозы достигали 10—27°. В зобу и желудке птицы ничего, кроме березовых сережек и почек, обнаружено не было, так что о новой инвазии цестодами не могло быть и речи. Тем не менее, при вскрытии в тонкой кишке было обнаружено 202 экземпляра Rhabdometra tomica Chol, причем исключительно в виде сколексов, с только что начавшими отрастать стробилами. Самая крупная, совсем молодая стробила имела в длину всего лишь 38 мм. Не менее интересный пример отрастания стробилы из перезимовавших сколексов дал экземпляр белой куропатки (Lagopus lagopus L.) № 162, добытый 18 апреля 1940 г. в окрестностях станции Исылькуль, Омской ж. д. Найдено: 354 ленточных червя, из них 229 в виде головок Rhabdometra tomica Cholodk., с 4—8 члениками каждая; 123 экземпляра червей того же вида, молодых, длиною от 2 до 8 см и две особи Raillietina (Paroniella) urogalli (Modeer), очень крупные — в 40 и 39 см длины.

В данном случае могло иметь место как свежее заражение (снеговой покров в 1940 г. стаял в первой декаде апреля), так и развитие двух крупных R. urogalli из зимовавших сколексов. Новое заражение по фенологическим условиям не могло быть раньше, чем дней за 8—10 до вскрытия птицы, и за это время черви развиться почти до полуметровой длины, конечно, не могли. Развитие их должно было начаться, по крайней мере, за месяц, т. е. тогда, когда снеговой покров был еще сплошным и всякая новая инвазия была исключена. Правда, для мел-

ких видов, вроде R. cesticillus, Hymenolepis microps, есть указания на то, что уже у двенадцатидневных цыплят находили зрелых червей (Huus [2]), но этот срок едва ли достаточен для развития таких крупных форм, как R. urogalli. Шипли (Shipley [4]), правда, указывает, что однажды червь этого вида длиною в 35 см был обнаружен у птенца грауса не старше трех недель. Еще в 1938 г. работавший в Лапландском (Хибины) государственном заповеднике зоолог О. И. Семенов-Тяншанский высказал предположение о возможности перезимования головок ленточных червей у тетеревиных.

На основании имеющихся у нас материалов мы могли установить, что, во-первых, указанная адаптация у ленточных червей имеет более общие причины и зависит не только от антигельминтных свойств сезонного корма (что являлось, повидимому, первопричиной), но, повторяясь на севере у ленточных червей тетеревиных из года в год, эта реакция, под действием естественного отбора, закрепилась и стала видовой сезонной адаптивной реакцией паразита на изменяющиеся условия зимнего существования хозяина; во-вторых, что подобной сезонной реакцией обладают не все виды ленточных червей, а только такие, у которых, очевидно, существовали исторические предпосылки для этого.

Так, например, у серых куропаток (сем. Phasianidae), добытых в декабре (Омск), часть видов ленточных червей была подвергнута дестробиляции и сохранилась только в виде сколексов с несколькими полуразрушенными проглотидами [напр. R. cesticillus (Molin)], другая же часть [напр. Rhabdometra nigropunctata (Crety)] сохранилась и в виде сколексов (дестробиляция) и в виде полных стробил. Здесь дестробиляция как бы началась, но еще не была закончена.

Объяснение этого обстоятельства я вижу в следующем. Rh. nigropunctata была описана в 1890 г. C. Crety в Италии у перепела. Она является паразитом, облигатным для перепела (Coturnix coturnix), каменных куропаток (Alectoris) и других фазановых птиц, т. е. для видов или южных или, во всяком случае, зимующих на юге, у которых нет столь резкой сезонной смены пищевого режима, как у тетеревиных (Tetraonidae). Поэтому подобная сезонная адаптация у таких ленточных червей или не вырабатывается совсем или же она проявляется у них неполно и наступает позже, в соответствии с более поздним наступлением зимы на юге.

Серая куропатка (Perdix), являясь, как это теперь установлено нами, также хозяином (быть может отчасти даже факультативным) указанного вида ленточных червей, основным своим географическим ареалом принадлежит точно так же к южной, степной зоне северного полушария, с малоснежными и поздно наступающими зимами. Только сравнительно недавно, в историческое время, вслед за топором и плугом, она продвинулась далеко к северу, вплоть до таежной зоны, вступив местами в соприкосновение с таким аборигеном тайги, как рябчик. Следовательно, ленточные черви, паразитирующие у серой куропатки, хотя бы и в новом ее ареале, расширенном к северу, попрежнему остаются адаптированными к terra typica своих облигатных хозяев, т. е. к условиям юга, где фазановые птицы продолжают питаться зернами и зимою и не употребляют «глистогонной» пищи вроде хвои, смолистых почек и т. п., и где поэтому дестробиляция или вовсе не имеет особой биологической целесообразности и не выработалась или же проявляется менее совершенно.

Так, партия серых куропаток в 30 штук (№№ 308—339), добытая в декабре 1940 г. в Большереченском районе Омской области, оказалась зараженной ленточными червями на 80% (24 птицы), из них в 22 случаях, т. е. в 91,6%, была найдена Rh. nigropunctata — сколексы и стробилы большей или меньшей полноты; в двух случаях были обнару-

жены R. cesticillus (8,32%) — исключительно в виде сколексов; в одном случае (4,1%) был обнаружен Hymenolepis cantaniana, при этом в громадном (свыше 1000 экземпляров) количестве. У куропатки из Москаленского района (№ 280, декабрь) было обнаружено 190 сколексов R. cesticillus.

Из этих фактов следует, что в то время как вид Rh. nigropunctata, свойственный южным птицам, у которых нет столь резкой смены пищи зимою, менее подвержен дестробиляции, такой его сородич, как Rh. tonica,— характерная форма для тетеревидных, живущих в условиях северной зимы и резко меняющих на это время свою диету,— дестробилирует полностью, точно так же, как и вид Raillietina cesticillus (последний даже независимо от хозяина). R. cesticillus является космополитом и имеет весьма широкий круг хозяев среди отряда Galliformes, что свидетельствует о большой физиологической (экологической) пластичности вида.

То, что способность ленточных червей к дестробиляции, как реакции на неблагоприятные изменения среды (химизм пищи, отсутствие условий для развития ларвальных стадий и т. п.), закреплена исторически, видно хотя бы из того, что та же Rh. nigropunctata, свойственная преимущественно фазановым птицам, попадая в кишечник к рябчику (как, например, у № 246 из Знаменского района, у которого было обнаружено в декабре 7 полных стробил этого вида), все же не дестробилирует зимою, несмотря на вполне «глистогонный» характер пищи хозяина в это время. Все же облигатные виды цестод рябчика, т. е. связанные с ним исторически,— R. urogalli, R. globocaudata, R. cesticillus — дестробилируют полностью. Кроме того это подтверждается и тем, что дестробиляция, наблюдавшаяся мною у ленточных червей тетеревиных, наступает у них еще до перехода хозяина на древесную («глистогонную») пищу и прекращается (стробилы начинают отрастать), когда пища хозяина еще не меняется и продолжает быть «глистогонной» (в конце зимы).

Выводы

1. Обнаружено явление дестробиляции — новой формы сезонной адаптации у ленточных червей тетеревиных птиц.

2. В первую очередь это приспособление к изменяющимся в зимнее время условиям питания хозяина распространяется на ленточных червей, в тесном смысле облигатных, исторически давно связанных с данным оседлым видом хозяина.

3. Дестробиляция может не иметь места: 1) у паразитов, хотя бы и обитающих в настоящее время у северных видов птиц, если эти виды являются факультативными хозяевами (как рябчик, напр., в отношении Rh. nigropunctata), или они перелетные и зимуют на юге (напр. перепел), либо 2) у паразитов, хозяева которых основным, первичным своим географическим ареалом принадлежат к видам южным, где подобная сезонная адаптация исторически не могла развиться или если и развилась, то во всяком случае наступает позже и не столь полно (напр. у Rh. nigropunctata и H. cantaniana, паразитирующих у серых куропаток).

Литература

1. Догель В. А., Курс общей паразитологии, Ленинград, 1941.—2. Huus J., Darmparasiten des norwegischen Moorschneehuhns (Lagopus lagopus L.), Bergens Museum Arbok. Naturwidenskapelig raekke, Nr. 3, 1928.—3. Марков Л. И., Влияние зимней спячки на состояние паразитофауны летучих мышей, Зоологический журнал, т. 27, вып. 1, 1938.—4. Shipley E. A., The Tapeworms (Cestoda) of the red grouse (Lagopus scoticus), Proc. Zool. Soc. of London, 1909.—5. Федюшин А. В., Сезонная адаптивная реакция (дестробиляция) у цестод, паразитирующих у тетеревиных птиц, ДАН СССР, Нов. сер., т. XLI, № 8, 1943.

A NEW FORM OF SEASONAL ADAPTATION IN THE CESTODES OF SEDENTARY BIRDS

A. V. FEDIUSHIN

Chair of Zoology of the S. M. Kirov Agricultural Institute, Omsk

Summary

The present report deals with a new form of seasonal adaptation, the so-called destrobilization (Fediushin [5]), discovered in Cestodes, leading a parasitic existence in birds belonging to the family Tetraonidae and in some species of the Phasianidae family which was observed by the author in Western Siberia. This adaptation consists in a temporary (for the winter season) shedding of the strobila, only the scolex remaining for this period (till spring) in the intestine of the host. By the end of winter new strobilae begin to grow out of the scolexes remaining in the intestine of the bird, and in the early spring, before new infection is possible, fully developed large cestodes are found in the intestines of black grouse (Lyrurus tetrix), willow grouse (Lagopus lagopus), wood hens (Tetrastes bonasia) and partly partridges (Perdix perdix).

Not all the species of cestodes destrobilize, but only those which have historical promises for this, i. e. those the life of which is bound since a long time with sedentary host species, hibernating in the North. Destrobilization is observed in such typical for the Tetraonidae species of Cestodes as Raillietina (Paroniella) urogalli (Modeer), Rhabdometra tomica Cholodk.

On the other hand the species Rhabdometra nigropunctata Crety typical of the more Southern bird family of Phasianidae and parasitizing in the Siberian partridge (Perdix perdix) does not destrobilize, or destrobilizes but in part and much later.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

АКТИВНАЯ РЕАКЦИЯ ПОЧВЫ (pH) КАК ФАКТОР РАСПРОСТРАНЕНИЯ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ (LUMBRICIDAE-OLIGOCHAETA)

В. С. ПЕТРОВ

Воронежский государственный университет и Институт микробиологии и эпидемиологии Юго-Востока СССР

При изучении закономерностей, определяющих распространение животных в пространстве, возникает естественное стремление исследователей выделить из большого разнообразия факторов среды такой или такие, которые имели бы основное, определяющее значение. В качестве одного из наиболее популярных «определяющих факторов» распространения почвенных животных в литературе фигурирует активная реакция почвы (pH). Однако данные исследователей по этому вопросу достаточно разноречивы, несмотря на то, что все основные работы сделаны на одной и той же группе животных — дождевых червях (сем. Lumbricidae).

Аррениус (O. Arrhenius [2]), Мур (B. Moore [4]), Филлипс (E. Phillips [6]), Уэрри (E. Wherry, 1924), Олли, Торвик, Лар и Холлистер (W. Allee, M. Torvik, J. Lahr and P. Hollister [1], Боденгеймер (F. Bodenheimer [3]) считают оптимальной для дождевых червей концентрацию водородных ионов в пределах pH 6,0—7,0, в то время как Ольсон (H. Olson [5]) расширяет этот интервал до pH 4,5—8,5, а для отдельных видов даже еще больше. Среднее оптимальное значение pH для всех дождевых червей, по Ольсону, лежит где-то около pH 8,0. Салисбюри (E. Salisbury [7]) особенно подчеркиваст главное, решающее значение активной реакции почвы в распространении дождевых червей. По его наблюдениям, количество последних на одном акре почвы при pH 7,2 доходило до 696 960 экз., а при pH 5,7 равнялось лишь 484 экз.

Основным недостатком работ, посвященных этому вопросу, является то, что авторы их имели дело с дождевыми червями «вообще», а не с конкретными видами последних, или же данные, полученные для одного вида, распространяли на все семейство. Приступая к настоящей работе, мы исходили из того, что «дождевые черви» далеко не такая экологически гомогенная группа, как это обычно представляют. И, поставив себе задачей выяснить влияние концентрации водородных ионов на размещение дождевых червей, мы анализировали отношение к ней каждого вида в отдельности.

Наши полевые наблюдения проводились главным образом в течение весны — лета 1939 г. в поймах среднего Дона и его притоков. Для данной работы мы обработали материалы по следующим географическим пунктам: 1) устье р. Воронеж (20 км к югу от г. Воронежа), район г. Павловска — с. Белогорья (пойма р. Дон) и Государственный хоперский заповедник (пойма р. Хопер). Для добывания материала отрывались лопатой ямы размером 50 × 50 × 50 см. Вся вынимаемая земля здесь же на месте разбиралась вручную, а все черви выбирались для фиксации. Проба почвы для определения pH бралась из этой же ямы, предпочтительно из того почвенного горизонта, в котором была найдена основная масса дождевых червей. Определение pH почвенных образцов проведено колориметрически в лаборатории почвоведения Воронежского университета. Материал, послуживший основой для настоящей статьи, составляет свыше 100 проб, из которых получено и обработано около 1000 экз. дождевых червей.

Максимальная амплитуда колебания концентрации водородных ионов для тех проб, в которых нами были найдены дождевые черви, оказалась равной pH 6,0—7,5. Однако эти экстремальные значения были

встречены всего лишь по одному разу. Наиболее массовые материалы получены при pH 6,5—7,0. Прежде чем переходить к дальнейшему изложению, следует оговориться, что среднее значение pH среды (почвы), обитаемой каждым видом, т. е. среднее из всех наблюдений, сделанных над ним, нами всюду принимается за оптимум этого вида. Такое допущение мы считаем вполне правомерным на том основании, что в каждом ряду число вариантов значений pH обычно невелико и среднее арифметическое ряда близко к его моде. Среднее (оптимальное) значение активной реакции, вычисленное этим методом для всего семейства в целом, оказалось равным pH 6,76. Ниже приводятся цифры оптимальных значений pH по массово встреченным видам. Беглый просмотр этих цифр убеждает в том, что каждый вид имеет свой достаточно наглядно выраженный оптимум. При этом не следует забывать, что статистические закономерности могут выявляться часто в очень небольших численных значениях. В приводимом списке виды расположены по степени возрастающего значения pH.

Eiseniella tetraedra Sav.	— pH	6,50
Eisenia nordenskiöldi Eisen	— »	6,55
Octolasium transpadanum Rosa	— »	6,75
Octolasium lacteum Örley	— »	6,78
Dendrobaena octaedra Sav.	— »	6,80
Allolobophora sp.	— »	6,85
Eisenia rosea Sav.	— »	6,86
Allolobophora caliginosa Sav.	— »	6,90

Для анализа закономерностей распространения выбраны три наиболее массовых вида по тем географическим пунктам, где они были неизменно нами находимы: E. nordenskiöldi, O. lacteum и E. rosea.

Несмотря на довольно большую однородность пойменных почв, последние в каждом пункте исследования оказались имеющими различные значения pH (в среднем).

Географический пункт	Среднее значение pH почвы
Хоперский заповедник	6,44
Павловск	6,75
Воронеж	6,85

Таким образом, наиболее кислыми почвами характеризуется Хоперский заповедник и наиболее щелочными — окрестности Воронежа.

Из табл. 1 явствует, что и каждый из трех наиболее часто встречающихся видов дождевых червей имеет свое среднее (оптимальное) значение pH. Кроме того, при просмотре вертикальных рядов таблицы обнаруживается и другая закономерность. Наибольшую склонность к кислым почвам показывает E. nordenskiöldi, наиболее щелочные почвы предпочитает E. rosea. В полном соответствии с этим стоит также процентное соотношение числа проб, в которых встречены рассматриваемые виды (табл. 2).

Оказывается, что E. nordenskiöldi чаще всего обнаруживалась в кислых почвах Хоперского заповедника и реже всего — в более щелочных почвах окрестностей Воронежа. Прямо противоположна картина

Таблица 1

Оптимальные значения pH для трех видов дождевых червей

Виды	Хоперский заповедник	Павловск	Воронеж	Среднее
E. nordenskiöldi	6,36	6,73	6,60	6,55
O. lacteum	6,75	6,75	6,84	6,78
E. rosea	6,90	6,77	6,92	6,86

Таблица 2

Процент проб, в которых обнаружены три наиболее часто встречающихся вида дождевых червей по разным географическим пунктам

Виды	Хоперский заповедник, pH 6,44	Павловск, pH 6,75	Воронеж, pH 6,85
E. nordenskiöldi	77,7	41,2	4,6
O. lacteum	22,2	11,8	31,8
E. rosea	22,2	41,2	77,3

для E. rosea. Ясно виден также весьма показательный (особенно по Воронежу) ряд E. nordenskiöldi — O. lacteum — E. rosea.

Изложенные факты позволяют сделать еще один интересный вывод. На рисунке отложены в виде линий амплитуды колебания кислотности обитаемой дождевыми червями почвы по исследованным районам. Мы нанесли на линии точки оптимума для каждого из наших трех видов.

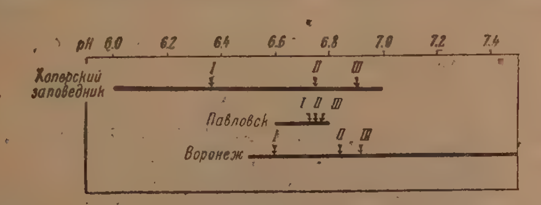


Рис. 1. Амплитуды колебания активной реакции почвы
I — E. nordenskiöldi, *II* — O. lacteum, *III* — E. rosea

Оказалось, что в каждом географическом пункте, почвы которого характеризуются своей собственной амплитудой колебания концентрации водородных ионов и ее средней величиной, виды неизменно располагаются в одной и той же последовательности на шкале возрастающего значения pH — E. nordenskiöldi — O. lacteum — E. rosea. Иными словами, вне зависимости (конечно, в известных пределах) от широты размаха активной реакции почвы в каждом пункте, разные виды дождевых червей занимают участки, где реакция наиболее соответствует их жизненным потребностям, строго сохраняя указанную последовательность расположения отдельных видов на шкале кислотности почвы.

Нам представляется, что все изложенное проливает новый свет на дискуссию о значении pH почвы для распространения животных — ее обитателей. Активная реакция почвы не может иметь исключительного значения, которое само по себе определяло бы распространение животных. Все, что мы знаем о почве, говорит о неразрывности и взаимной обусловленности процессов, протекающих в ней. Конечно, если значение активной реакции почвы (как одного из многих факторов среды) выходит за пределы пластичности вида, дождевые черви (а также, очевидно, и другие почвенные организмы), как правило, погибают. Однако различные виды дождевых червей на фоне своей широкой экологической пластичности обладают достаточно высокой степенью избирательной способности и всегда, даже в пределах небольшого участка территории, находят условия, максимально приближающиеся (в меру возможностей данного местообитания) к их оптимуму. Цифры, приводимые Салисбюри, являются, видимо, просто результатом недоучета этим автором всех свойств исследованных им почв и в свете наших данных в значительной степени теряют свою убедительность.

На основании сказанного нам кажется возможным сделать следую-

щие заключения: 1) каждый вид дождевых червей избирает свойственную ему оптимальную концентрацию водородных ионов среды (почвы); 2) на одной и той же территории, имеющей в разных местах различную кислотность почвы, одни и те же виды обитают в тех местах, реакция почвы которых наиболее соответствует их жизненным требованиям, причем в каждом географическом пункте исследованные нами виды располагаются строго в одной и той же последовательности по шкале возрастающих значений pH; 3) активная реакция почвы сама по себе, если она не достигает пределов экологического минимума, повидимому, не может служить фактором, ограничивающим распространение дождевых червей, так как последние, используя комплексность почв, определяемую в первую очередь мезо- и микрорельефом, всегда могут найти подходящие условия для поселения.

Кроме того, материалы этой статьи, в сопоставлении с данными о географическом распространении сем. Lumbricidae по поверхности земли, позволяют высказать предположение о том, что, очевидно, подавляющее большинство видов дождевых червей способно заселять любые почвы с достаточным увлажнением, т. е. обладает потенциальным космополитизмом, а следовательно, современные ареалы видов дождевых червей есть только результат большей или меньшей длительности расселения этих видов и их отношения к преградам.

Литература

1. Allee W., Torvik M., Lahr J. and Hollister P., Influence of soil reaction on earthworms, Physiol. Zool., III, 2, 1930.— 2. Arrhenius O., Influence of soil reaction on earthworms, Ecol., II, 4, 1921.—3. Bodenheimer F., Soil conditions which limit earthworm distribution, Zoogeogr., 2, 1935.—4. Moore B., Earthworms and soil reactions, Ecol., III, 4, 1922.—5. Olson H., The earthworms of Ohio, Bull. Ohio Biol. Survey, 17, 1928.—6. Phillips E., Earthworms, plants and soil reactions, Ecol., IV, 1, 1923.—7. Salisbury E., The influence of earthworms on soil reaction and the stratification of undisturbed soils, Journ. of Linn. Soc. Botany, XLVI, 1923.

THE ACTIVE REACTION OF SOIL (pH) AS A FACTOR OF THE DISTRIBUTION OF EARTHWORMS (LUMBRICIDAE-OLIGOCHAETA)

V. S. PETROV

Voronezh State University and the South-Eastern Institute of Microbiology and Epidemiology

Summary

The author studied the influence of the concentration of H-ions (pH) on the distribution of earthworms in the soil of the flood-plains of the middle stream of the river Don and of the Voronezh and Khoper rivers. He investigated over 100 specimens of soil and about 1000 worms. The value of the pH was determined colorimetrically. The average optimal concentration of H-ions for the Lumbricidae in the areas studied was 6.76, the pH ranging between 6.0 and 7.5. It was found that every species of the family Lumbricidae has its own optimal active reaction of the soil; in the different districts investigated the various species occupy those plots of soil the pH of which corresponds the most to their needs. The various species are always distributed in the same sequence one after another in strict accordance with the scale of increasing pH values. Where the acidity of the soil does not reach the limit of the ecologic minimum it cannot, as it seems, represent by itself a factor limiting the prevalence of earthworms. The Lumbricidae always find in the soil some plots with favourable conditions which serve them as the ways of their dissemination. Most species of earthworms seem to be able to settle in any soil provided it contains sufficient moisture, i. e. they possess potential cosmopolitism.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

О ПРИМЕНЕНИИ ВИДОИЗМЕНЕННОГО МЕТОДА ЛÖНЕРА ДЛЯ ВЫКОРМКИ МЕДИЦИНСКИХ ПИЯВОК

Г. Г. ЩЕГОЛЕВ

Бделлологическая лаборатория Московского медицинского института НКЗдрава РСФСР

В своей предшествующей работе [11] я уже говорил о том значении, которое приобретает в настоящее время пиявководство.

Одним из важнейших процессов в пиявководстве является рациональное кормление. Наши старые практики пиявководы [2, 3] придавали большое значение технике кормления, да и в сводках, обобщающих опыт зарубежных пиявководов [1, 4, 5, 8], много места уделяется этому вопросу. При значительном разнообразии методов кормления в подробностях, они могут быть сведены в две основные группы: 1) кормление на животных (обычно крупных копытных — лошади, рогатый скот), когда пиявки напиваются кровью через кожу живых животных так же, как они напиваются кровью в природных условиях, 2) кормление свежевыпущенной кровью от убитых животных. В последнем случае пиявки либо сосут кровь, присасываясь к кровяным сгусткам, образовавшимся в свежевыпущенной крови, либо им дают сосать дефибринированную кровь через ту или иную естественную или искусственную перепонку (кожа, желудок, пузырь, кисея, фланель). Хотя первый из приводимых методов является более близким к условиям питания пиявок в природе, однако значительная часть пиявководов пользовалась вторым.

Работа Синевой [9] показала, что выкармливание на сгустках дает вполне доброкачественных в медицинском отношении пиявок. Однако этот метод обладает некоторыми недостатками: 1) губы, и вообще ротовая присоска, медицинской пиявки вступают в соприкосновение не с кожей млекопитающего, с которой пиявки встречаются в природных условиях, а со сгустками крови, вследствие чего не все пиявки принимаются сосать, и, таким образом, некоторая их часть не напивается крови; 2) пиявки, присасываясь к сгусткам, не могут полностью использовать свой сосательный механизм, приспособленный к прокусыванию именно кожи и насасыванию через нее крови, вследствие чего часть даже присосавшихся пиявок насасывается не полностью; 3) находясь на сгустке и будучи частично погружены в кровь, пиявки пребывают в неестественной для них среде, что также не способствует их нормальному и полному питанию; 4) сгусток и жидкая часть крови, соприкасаясь непосредственно с телами пиявок, загрязняются их кожными выделениями и мочой, что также не может быть благоприятным фактором в кормлении.

Практики-пиявководы пытались обойти эти недостатки, помещая кровь в желудок или пузырь животного, стенки которых пиявки должны были прокусывать для получения пищи. Другие исследователи клали пиявок в мешок из искусственной ткани, через которую пиявки должны были сосать кровь, или помещали пиявок в сито, на которое была натянута та или иная искусственная ткань. В самое последнее время при

описаниях разведения пиявок в аквариумах мы встречаем вновь упоминание об этом методе. Цик [10] помещал кровь в пузырь и погружал его в аквариум с пиявками, охотно прокусывавшими кожу и пившими кровь через животную перепонку. Однако сам автор отмечает неудобство этого метода, ибо через отверстия, образовавшиеся от прокусов пузыря первыми насосавшимися пиявками, кровь обильно вытекала в воду, загрязняла последнюю и тратилась зря. Необходимо отметить, что и среди старых пиявководов способ кормления наполненными кровью желудками, пузырем или шкурами не нашел, повидимому, широкого распространения.

В поисках более рационального метода вскармливания выпущенной кровью я остановился на методе Лёнера [6, 7], применявшемся им для исследования физиологии органов вкуса медицинской пиявки и переваривания ею различных веществ. Сущность метода Лёнера вкратце заключается в следующем: небольшой стеклянный широкогорлый сосуд заполняется до верха подогретой кровью, а отверстие затягивается свежеснятой, выбритой или остриженной кожей млекопитающего. Пиявка, посаженная на кожу, находя здесь условия, весьма близкие к естественным (теплая кожа млекопитающего, расположенная под ней кровь), немедленно присасывается, энергично пьет кровь и быстро насасывается[1]. Отчасти с целью избежать некоторых недостатков метода Лёнера, в частности образования в сосуде отрицательного давления, но главным образом имея в виду в дальнейшем задачу массового кормления, я несколько видоизменил его метод.

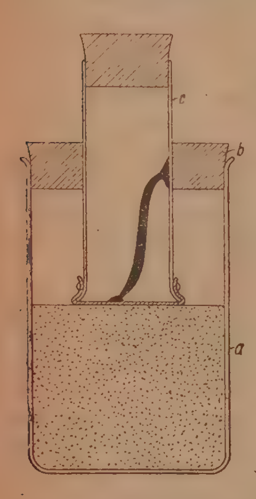


Рис. 1. Схема устройства аппарата № 1 для кормления медицинских пиявок. Объяснение см. в тексте

Сущность первых видоизменений ясна из помещаемого чертежа, изображающего аппарат, сконструированный мной с целью кормления пиявок единичными экземплярами или небольшими количествами (рис. 1). Стакан *a*, наполненный кровью, подогретой до желательной температуры — обычно 31—37° С, закрывается пробкой *b*, имеющей в центре отверстие, через которое проходит широкая трубка *c*, имеющая внизу отогнутые кнаружи края, а сверху закрываемая пробкой. На нижнее отверстие трубки натягивается кожа животного, обращенная своей наружной поверхностью внутрь трубки. Необходимо, чтобы трубка была плотно пригнана к отверстию в пробке *b* и могла быть спускаема на желательную глубину по мере высасывания крови посаженными в трубку пиявками. При нормальном положении трубки, представленном на чертеже, нижняя поверхность кожи должна только прикасаться к поверхности крови или очень незначительно опускаться ниже ее. При более глубоком опускании, кровь через прокусы, произведенные первыми насосавшимися пиявками, начнет быстро проникать внутрь трубки, и таким образом не будет достигнуто основное преимущество этого метода — отсутствие соприкосновения поверхностей тел животных с кровью; кроме того произойдет нерациональная трата крови.

Описанный аппарат оказался чрезвычайно удобным для выкармливания небольших количеств пиявок. С его помощью можно было установить, что в качестве перепонки можно употреблять с успехом не только кожу кролика или крысы, но и кожу лягушки. Последняя оказа-

[1] Лёнер применял и метод кормления в маленьких мешочках из кожи, но, будучи удобным для его экспериментов по физиологии вкуса, для массового вскармливания он, как я уже говорил при изложении данных Цика, мало пригоден.

лась очень удобной для молодых пиявок — нитчаток, которые охотно и легко прокусывали ее и быстро через нее насасывались. Было также установлено, что можно употреблять кожу не только свежеснятую, но и на вторые и третьи сутки после снятия, при условии сохранения ее на холоду.

При вскармливании в аппарате пиявки получали дефибринированную кровь. Хотя в последней заключались все наиболее ценные в питательном отношении вещества, однако, для большего приближения к естественной пище, были произведены опыты кормления стабилизированной кровью. В качестве стабилизатора добавлялся 5% раствор лимоннокислого натрия, приготовленный на воде или на 0,9% раствора поваренной соли. Одна часть раствора добавлялась к 10 частям крови. Пиявки различных возрастов пили ее столь же охотно и в таких же, если не бóльших количествах, как и дефибринированную.

Для кормления большого количества пиявок я сконструировал другой аппарат. Устройство его видно из приводимого чертежа (рис. 2). В качестве сосуда, в который помещают пиявок, служит обычное решето или сито *a*, на которое вместо удаленной сетки натягивается кожа животного *b*, обращенная наружной поверхностью внутрь сита.

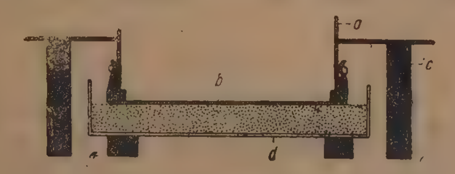


Рис. 2. Схема устройства аппарата № 2 для кормления медицинских пиявок. Объяснение см. в тексте

Размер сита определяется количеством подлежащих кормлению пиявок и величиной кожи животного. В своих опытах я употреблял сито диаметром в 16 см. Сито вставляется в отверстие деревянного столика *c*, которое имеет очертания не вполне правильного круга, так что при одном положении сита последнее свободно ходит вверх и вниз; при небольшом же повороте сита налево, последнее прочно закрепляется на данной высоте. Аппарат дополняет кристаллизатор *d*, диаметром несколько больше наружного обхвата сита.

Перед кормлением на сито натягивается кожа, и оно устанавливается в отверстие столика *c* в возможно более высоком положении; в кристаллизатор наливается теплая кровь. Над кристаллизатором устанавливается столик вместе с укрепленным в нем ситом так, чтобы последнее пришлось над кристаллизатором. Затем поворотом направо сито приводится в свободное положение, опускается до соприкосновения кожи с поверхностью крови и в таком положении закрепляется поворотом его налево. Вся установка принимает вид, представленный на чертеже. Аппарат готов к употреблению. Затем в сито помещают пиявок, стараясь распределить их по возможности равномерно по всей коже. Пиявки, как и в первом аппарате, тотчас и очень дружно присасываются и быстро напиваются кровью. В таком аппарате можно кормить одновременно 200—400 пиявок.

В отношении количества всосанной крови вышеописанный способ кормления имеет явные преимущества по сравнению с кормлением на сгустках. Приводим результаты одного из опытов, где производилось взвешивание пиявок. Были взяты две группы пиявок одного происхождения и содержавшиеся в одинаковых условиях, по 34 экземпляра в каждой. Вес первой группы до кормления был 31,4 г, вес второй —

30,5. Первая группа, кормившаяся на сгустках, тотчас после кормления дала 123,3, вторая, кормившаяся в аппарате,— 222,9 г.

Вышеописанные аппараты при некоторых незначительных видоизменениях могут быть использованы для кормления, при различных экспериментах, насекомых-гематофагов; они дают также возможность легко вводить в кровь, служащую пищей, различные ингредиенты и в некоторых случаях даже заменять ее другими жидкостями.

Выводы

1. Обычно применяющийся метод кормления пиявок на сгустках крови обладает рядом недостатков.
2. С целью устранения этих недостатков были сконструированы два аппарата, в основу которых был положен метод Лёнера.
3. Аппарат № 1 (рис. 1) пригоден для одиночного кормления или одновременного кормления небольшого количества экземпляров.
4. Аппарат № 2 (рис. 2) служит для одновременного кормления больших количеств пиявок (200—400).
5. Кормление в аппаратах обеспечивает возможность значительно более полного и более равномерного насасывания кровью, чем кормление на сгустках.

Литература

1. Brandt J. u. Ratzeburg J., Medizinische Zoologie, 1833.—2. Воскресенский А., Монография врачебных пиявок, 1859.—3. Гржимайло И. Зап. Комитета акклиматизации животных, 1, 1859.—4. Ebrard E., Monographie des sangsues médicinales, 1857.—5. Fermond M., Monographie des sangsues médicinales, 1854.—6. Löhner L., Biol. Centralblatt, 35, 1915.—7. Löhner L., Pflüg. Arch. Phys., 163, 1916.—8. Moquin-Tandon A., Monographie de la famille des Hirudinées, 1846.—9. Синева М., Зоологический журнал, т. XXIII, 6, 1944.—10. Zick K., Zool. Anz., 97, 1931.—11. Щеголев Г., Труды III Моск. мед. ин-та, VI (печатается).

SUR L'APPLICATION DE LA MÉTHODE DE LÖHNER MODIFIÉE DANS L'ALIMENTATION DES SANGSUES MÉDICINALES

G. STCHEGOLEFF

La laboratoire de la bdellologie de l'Institut de Médecine de Moscou

Résumé

L'alimentation des sangsues médicinales est la question la plus importante de l'hirudiniculture. La manière de nourrir les sangsues sur les caillots de sang coagulé des mammifères (boeufs, chevaux) fraîchement tuées à la boucherie, qui donne d'assez bons résultats, est loin d'être tout à fait satisfaisante. Un certain nombre de sangsues sont peu empressées à piquer les caillots et restent vides, une partie de celles qui les sucent ne sont rassasiées que bien incomplétement. En cherchant à éviter ces défectuosités l'auteur a construit deux appareils qui représentent des modifications de la méthode de Löhner employée par celui-ci dans ses investigations sur le goût et la digestion des sangsues. L'un de ces appareils (fig. 1) est bon pour l'alimentation de petit nombre de sangsues, l'autre (fig. 2) est destiné pour nourrir ces vers en grand nombre. L'alimentation dans ces appareils donne des résultats beaucoup plus satisfaisants que le procédé de les faire gorger sur les caillots.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

ОБ ОБРАЗОВАНИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ У CHRYSOPA VULGARIS SCHR. (NEUROPTERA, CHRYSOPIDAE)

Н. Ф. МЕЙЕР и З. А. МЕЙЕР
Всесоюзный институт защиты растений

Представители рода Chrysopa являются специализированными хищниками, живущими за счет тлей, в силу чего факт перехода некоторых видов этого рода на питание мучнистыми червецами представляет значительный интерес. Такой переход, наблюдающийся в настоящее время в окрестностях Ташкента, вызван, с одной стороны, массовым истреблением тли целым комплексом хищных и паразитических насекомых, с другой же — колоссальным размножением на шелковице и ряде других растений недавно завезенного в Узбекистан червеца Комстока (Pseudococcus comstocki Kuw.). Переход на питание червецом Комстока наблюдается в Ташкенте и его окрестностях в основном у двух видов Chrysopa, а именно у Chr. vulgaris Schr. и Chr. centralis Mask., из коих первый вид встречается, по крайней мере в первой половине лета, на деревьях, зараженных червецом, значительно чаще, чем второй. Переход Chr. vulgaris на питание червецом Комстока наблюдается обычно с конца мая, т. е. по мере массового истребления тлей хищными и паразитическими насекомыми; что касается Chr. centralis, то переход этого вида на питание червецом происходит лишь к концу лета, по мере уничтожения наездником Aphelinus mali колоний кровяной тли, его основной пищи.

Необходимо отметить, что количество яиц, откладываемых Chr. vulgaris на дерево с колониями червеца Комстока, значительно превышает число личинок, доходящих до окукления. Объясняется это, с одной стороны, тем, что большой процент отложенных яиц заражается яйцеедами Trichogramma и Phanurus, с другой же, и тем, что значительное количество отродившихся личинок погибает в течение своего развития. Для проверки последнего факта нами были отсажены в марлевые изоляторы с саженцами шелковицы, сильно зараженными червецом Комстока, яйцевые кладки и только что отродившиеся личинки Chr. vulgaris.

В изоляторе № 1, в который были помещены четыре яйцевые кладки златоглазки, заключающие в совокупности 314 яйца, дошли до окукления только 54 личинки; в изоляторе № 2, с 363 яйцами, окуклилось лишь 42 личинки; в изоляторе № 3, в который было отсажено 260 личинок, окуклилось 78 личинок, и в изоляторе № 4 с 410 личинками златоглазки окуклилось 63 личинки.

Для выяснения причины гибели личинок Chr. vulgaris при питании их за счет червеца Комстока в лаборатории были заложены следующие опыты: каждая из яйцевых кладок этого вида, собранных в природе на растениях с тлей, делилась на четыре части. Отродившиеся из одной части яиц личинки кормились хризантемной тлей (Macrosiphoniella chrysanthemi), из второй части яиц — тлей с чертополоха (Anuraphis cardui), из третьей части яиц — кровяной тлей (Eriosoma lanigerum) и из четвертой части — личинками второго возраста червеца Комстока

(Pseudococcus comstocki). Каждая личинка хищника помещалась в отдельную пробирку, в которую ежедневно вносился корм по счету, после чего подсчитывалось количество съеденных за день особей тли или личинок червеца. Все личинки воспитывались в одинаковых условиях температуры (22—26° С) и относительной влажности воздуха (38—69%).

Из табл. 1 видно, что личинки Chr. vulgaris реагируют далеко не одинаково на кормление их различными видами тлей. Anuraphis cardui является из всех предложенных видов наиболее подходящей пищей, так как при кормлении личинок хищника этим видом наблюдается как наибольшая выживаемость личинок, так и наименьшая продолжительность их развития. Что касается количества съеденных тлей, то это зависит, повидимому, в основном от величины последних, так как во всех вариантах опыта число подкладываемых особей тли было одинаково. Значительная гибель личинок златоглазки при кормлении их кровяной тлей объясняется, повидимому, опушением последней восковидным налетом.

При кормлении личинок Chr. vulgaris личинками червеца Комстока бросается в глаза тот факт, что последние нападают на гораздо большее количество личинок червеца, чем могут их съесть. Такие раненые и, очевидно, частично высосанные личинки червеца погибают в тот же день или на следующий. В силу этого в табл. 1 указывается количество «убитых» личинок червеца в дополнение к числу съеденных, так как количество «убитых» личинок должно быть учтено при выяснении прожорливости личинок Chr. vulgaris.

Таблица 1

Сравнение прожорливости, выживаемости и продолжительности личиночной стадии Chr. vulgaris при кормлении ее тлей и червецом Комстока

Род пищи	Выживаемость личинок в %	Сравнительная прожорливость личинок	Продолжительность личиночной стадии в днях
Anuraphis cardui (взрослые особи)	98,4	75,7 особей тли	8—9
Macrosiphoniella chrysanthemi (взрослые особи)	75,0	152,0 особей тли	10—12
Eriosoma lanigerum (взрослые особи)	55,0	178,2 особей тли	12
Pseudococcus comstocki (личинки второго возраста)	24,0	26,5* / 69,4 личинок червеца	13—14

Интересно отметить, что из общего количества погибших за время опыта личинок златоглазки в первые три дня погибло 39,1%, на четвертый — пятый день — 26%, на шестой — седьмой день — 30,4% и, наконец, на девятый день погибло 4,3%. Как показали подсчеты, все погибшие личинки питались червецом Комстока. Под сомнением находятся лишь две личинки, погибшие на второй день своей жизни и не съевшие целиком ни одной личинки червеца. Найденные в соответствующих пробирках «убитые» личинки червеца не были полностью высосаны, а, возможно, погибли от нанесенных им ран.

Отрождающиеся взрослые особи кокцидной линии Chr. vulgaris отсаживались в садок для спаривания и откладки яиц. Получаемые из

* В числителе указано количество съеденных личинок червеца Комстока, в знаменателе — число «убитых» личинок.

Таблица 2

Избирательная способность личинок Chr. vulgaris кокцидной линии

Дата и место отсадки личинок	Количество отсаженных личинок	Количество личинок, найденных на шелковице и хризантеме (по дням)												Общее количество окуклившихся личинок	Процент окуклившихся личинок к числу отсаженных
		шелковица	хризантема	шелковица	хризантема	шелковица	хризантема	шелковица	хризантема	шелковица	хризантема	шелковица	хризантема		
		Первое поколение													
		14.VI		17.VI		20.VI		23.VI		26.VI		29.VI			
13.VI, изолятор	200	54	29	46	31	46	71	40	82	48	89	34	74	115	57,5
13.VI, садок	100	32	8	62	19	42	37	28	42	31	47	24	59	62	62,0
		Второе поколение													
		19.VII		22.VII		25.VII		28.VII		31.VII		3.VIII			
16.VII, изолятор	200	92	63	67	52	61	72	59	64	70	84	71	80	147	73,5
16.VII, садок	100	41	29	59	32	37	42	39	37	38	42	27	38	69	69,0
		Третье поколение													
		10.VIII		13.VIII		16.VIII		19.VIII		22.VIII		25.VIII			
7.VIII, изолятор	200	69	58	92	87	92	88	79	84	71	76	77	79	160	80,0
7.VIII, садок	100	47	28	49	32	44	39	48	39	37	41	42	41	76	76,0
		Четвертое поколение													
		4.IX		7.IX		10.IX		13.IX		16.IX		19.IX			
1.IX, изолятор	200	72	64	89	87	93	84	94	78	97	86	91	79	164	82,0
1.IX, садок	100	62	14	48	36	41	10	43	40	48	42	45	39	78	78,0

этих яиц личинки делились на несколько партий, из которых первая в количестве 50 штук отсаживалась в пробирки для индивидуального воспитания и продолжения кокцидной же линии. Вторая партия этой линии, по 200 личинок каждого поколения, отсаживалась в марлевый изолятор, в котором им были предоставлены на выбор хризантемная тля на кустах хризантемы и червец Комстока на саженцах шелковицы. Третья партия, по 100 штук каждого поколения кокцидной линии, помещалась в марлевый садок в лаборатории, в который были помещены горшки с хризантемой, зараженной тлей, и срезанные ветки шелковицы, покрытые колониями червеца. Ветки стояли в банках с водой и менялись ежедневно. Как в садках, так и в изоляторах личинки хищника отсаживались на шелковицу. Учеты расселения личинок по растениям проводились через каждые три дня.

При сравнении данных, приведенных на табл. 2, нам бросается в глаза то обстоятельство, что, в то время как личинки Chr. vulgaris первого поколения явно предпочитают питаться тлей, сосредоточиваясь главным образом на кустах хризантемы, личинки третьего поколения не оказывают такого предпочтения, распределяясь более или менее равномерно по обоим видам растений — шелковице и хризантеме, и лишь личинки четвертого поколения златоглазки оказывают уже некоторое предпочтение червецу Комстока. Из той же таблицы видно, что выживаемость личинок хищника, как в изоляторах, так и в садках, увеличивается от поколения к поколению. Это показывает, что с каждым поколением возрастает число личинок, приспособившихся к питанию червецом. Так, из 200 личинок первого поколения дошло до окукления в изоляторах лишь 57,5%, в то время как из такого же количества личинок четвертого поколения окуклилось уже 82%. При воспитании златоглазки в садках из 100 личинок первого поколения окуклилось 62%, в то время как из того же количества четвертого поколения — 78%.

Аналогичная картина наблюдается и при воспитывании изолированных личинок хищника в пробирках, при кормлении их исключительно личинками червеца Комстока.

Так, в то время как количество окукливающихся личинок первого поколения не превышает 24%, процент таковых четвертого поколения равняется 54 (табл. 3). Из этой же таблицы видно постепенное увеличение от поколения к поколению и количества отрождающихся взрослых насекомых.

Таблица 3

Выживаемость Chr. vulgaris при кормлении ее личинок червецом Комстока

№ поколений	Количество отсаженных личинок	Количество окуклившихся личинок	Процент окуклившихся личинок	Количество отродившихся взрослых насекомых	Процент отродившихся взрослых насекомых по отношению к количеству отсаженных личинок
1	50	12	24	9	18
2	50	21	42	17	34
3	50	24	48	20	40
4	50	27	54	23	46

Что касается плодовитости взрослых особей Chr. vulgaris, то она вообще невысока: в среднем одна самка при кормлении ее тлёй откладывает не свыше 238 яиц. При кормлении же личинок хищника червецом Комстока мы наблюдаем значительное снижение количества откладываемых яиц, в особенности особями первого поколения. Плодовитость самок златоглазки кокцидной линии хотя и повышается от поколения

Таблица 4

Плодовитость Chr. vulgaris в зависимости от рода кормления ее личинок

Род пищи	Количество яиц, откладываемых одной самкой хищника		
	среднее	максимальное	минимальное
Anuraphis cardui	238	287	142
Macrosiphoniella chrysanthemi	186	247	94
Pseudococcus comstocki 1-е поколение	76	92	34
» » 2-е »	122	158	52
» » 3-е »	148	219	76
» » 4-е »	157	232	82

к поколению, но все же не достигает той степени, которая наблюдается при питании хищника за счет тли (табл. 4).

Таким образом, мы приходим к выводу, что переход Chr. vulgaris к питанию червецом Комстока не объясняется ее многоядностью, а является вынужденным в результате массового истребления тлёй ее основной пищи. При таком переходе к питанию червецом Комстока наблюдается высокая смертность личинок хищника, что объясняется вымиранием особей, недостаточно приспособленных к изменению пищевого режима. Таким образом, имеется налицо факт естественного отбора особей определенного физиологического типа.

Следовало ожидать, что в результате такого отбора количество особей златоглазки, приспособившихся к питанию червецом Комстока, должно было возрастать из года в год (подобно нарастанию таковых в наших опытах) и за четыре года, прошедших с момента проникновения червеца Комстока в Узбекистан, дать на шелковице популяцию значительной плотности. Это не происходит из-за следующих причин: 1) личинки Chr. vulgaris окукливаются, как правило, открыто, на верхней стороне листьев щелковицы, где в массе уничтожаются различными мелкими птицами; 2) за счет яиц хищника живут, как уже было указано выше, три вида яйцеедов, а именно: Trichogramma pomonellae Tr. chrysopae и Phanurus sp., причем нередки случаи, когда яйца хищника бывают сильно заражены упомянутыми яйцеедами (до 87%) (табл. 5).

Таблица 5

Сравнительная зараженность яйцеедами яйцекладок Chr. vulgaris

Дата анализов	Количество проанализированных яйцекладок	Процент незараженных яйцекладок	Процент зараженных яйцекладок	Процент зараженных яиц в кладках:			Общий процент зараженных яиц в кладках
				Trichogramma pomonellae	Trichogramma chrysopae	Phanurus sp.	
1.V	100	60	40	7	23	19	49
1.VI	100	47	53	26	42	11	77
1.VII	100	33	67	52	27	8	87
1.VIII	100	35	65	47	25	0	72
1.IX	100	68	32	24	16	4	44

В заключение важно отметить, что среди личинок Chr. vulgaris, собираемых с тутовых деревьев, покрытых колониями червеца Комстока, нередко попадаются экземпляры, одетые чехликом из воскового налета (подобно тому, что мы наблюдаем у личинок Chr. centralis и других

представителей того же рода, живущих за счет кровяной тли, колонии которой, как известно, покрыты густым восковидным налетом). Такое явление носит явно приспособительный характер, так как делает этих личинок менее заметными на фоне белого воскового налета, покрывающего колонии и в особенности яйцевые кладки червеца Комстока. Таким образом, мы видим, что вынужденное изменение пищевого режима личинок Chr. vulgaris имеет своим последствием приобретение, по прошествии ряда поколений, новой для вида биологической особенности явно приспособительного характера, которая совершенно отсутствует при питании хищника голыми видами тлей.

Выводы

1. Утверждения Холодковского, Кожанчикова, Крэгхеда (Craighead), Гарриссона (Harrisson), Сладдена (Sladden) и других о возможности начала дивергенции биологических форм внутри вида под влиянием изменения пищевого режима подтверждается нашими опытами с Chr. vulgaris.

2. Вынужденное питание Chr. vulgaris в течение четырех поколений червецом Комстока ведет к дивергенции реакций на изменение пищи у личинок разбираемого нами хищника.

3. Возникновение дивергенции реакции на изменение пищевого режима происходит у личинок Chr. vulgaris при посредстве естественного отбора путем выживания личинок, достаточно физиологически приспособленных к новому роду пищи.

Литература

1. Арнольди К. В., К вопросу об экологической дивергенции видовых популяций: дивергенция жуков Tentyria nomas. Pall. (Coleoptera, Tenebrionidae), Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VI, вып. 4, 1941.—2. Cholodkovsky N., Über den Lebenszyklus der Chermes-Arten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen, Biol. Cbl., 20, 1900.—3. Cholodkovsky N., Zur Frage über die biologischen Arten, Biol. Cbl., 28, 1908.—4. Craighead F., Hopkins host-selection principle as a related to certain Cerambycid-beetles, Journ. Agric. Res., 22, 1921.—5. Harrisson J., The inheritance of melanism in the genus Tephrosia (Ectopis) with some considerations of unit characters under crossing, Journ. Genet., 10, 1920.—6. Harrisson J., Experiments on the egg-lying instincts of the sawfly, Pontania salicis Chr. and their bearing on the inheritance of acquired characters with some remarks on a new principle in evolution, Proc. Roy. Soc., 101, 1927.—7. Hopkins A., Economic investigations of the scolytid bark and timberbeetles of North America, U. S. Dep. Agric. Progr. Work, 1917.—8. Кожанчиков И., О расах и модификациях филлоксеры (Phylloxera vitifolii), критический очерк, Русск. энтом. обозр., 30. 1930.—9. Кожанчиков И., Об условиях возникновения биологических форм у Gastroidea viridula Deg. (Coleoptera. Chrysomelidae), Тр. Зоол. ин-та АН СССР, вып. 4, 1941.

THE FORMATION OF BIOLOGICAL FORMS IN CHRYSOPA VULGARIS SCHR. (NEUROPTERA, CHRYSOPIDAE)

N. F. MEYER AND Z. A. MEYER
All-Union Institute for the protection of plants

Summary

1. The assertions of Kholodkovsky, Kozhanchikov, Craighead, Harrisson, Sladden and others regarding the possibility of the beginning of the divergence of biological forms within a species under the influence of a change in its nutrition regime are confirmed by our experiments with Chrysopa vulgaris.

2. Compulsory feeding of Chrysopa vulgaris with Preudococcus comstocki Kuw. in the course of four generations leads to a divergence in the response of the larvae of this predatory insect to food changes.

3. This divergence in the response to changes in the food regime in the larvae of Chrysopa vulgaris arises through natural selection by means of the survival of those larvae which are sufficiently physiologically adapted to the new kind of food.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ

Н. В. ЛЕБЕДЕВ
Институт зоологии Московского государственного университета

Изучение биологии промысловых рыб очень сильно затрудняется тем, что «объект исследования — промысловая рыба — скрыт от нас в глубине вод. Мы не непосредственно наблюдаем жизнь рыб, а судим о том, как она протекает на основании косвенных данных» (Н. М. Книпович [6]). Однако косвенное изучение биологии рыб будет тем полнее, чем меньшая группа рыб положена в основу исследования.

Чтобы в этом убедиться, достаточно проследить основные черты истории развития ихтиологических исследований на примере сельдей. В начале XVIII в. еще не сложилось понятие о виде. Представления ихтиологов того времени об образе жизни рыб, в частности сельдей, могли быть поэтому только весьма общими. Не умея различать отдельные формы сельдей, Додд, Пеннент, Андерсен и другие могли дать лишь очень грубую, далекую от истины схему миграции сельдей в виде «полярной теории». Гораздо более правильное представление о биологии сельдей и их миграции возникает в конце XVIII и в начале XIX вв. благодаря тому, что в это время ихтиологи уже начинают различать среди сельдей крупные подвиды. Так, Нильсон в 1823 г. сделал вывод о том, что сельди вида Clupea harengus образуют по крайней мере два крупных подвида. Изучая образ жизни каждого подвида в отдельности, Нильсон приходит к заключению, окончательно опровергнувшему «полярную теорию» миграции сельдей, что явилось настоящим переворотом в науке.

В конце XIX в. была опубликована работа Хейнке (Heincke [4]), которая определила новый этап в развитии ихтиологии. Хейнке доказал существование еще более мелких биологических групп рыб, на которые распадается вид Clupea harengus и которые он назвал расами. Изучая образ жизни каждой расы в отдельности, Хейнке дал еще более подробное описание биологии сельдей и представил более детальную схему миграции и распределения этих рыб.

Таким образом, объект ихтиологических исследований становился все конкретнее, и уже Хейнке, опираясь на изучение рас, сделал ихтиологические исследования более точными и мог удовлетворительно решить те практические задачи, которые перед ним тогда стояли.

В настоящее время, в связи с развитием рыболовства вообще и активного морского лова рыбы в частности, задачи ихтиологических исследований стали неизмеримо сложнее.

Необходимость прогнозирования уловов, времени и характера распределения и хода рыбы в море заставляет нас детально исследовать образ жизни рыб, проследить и объяснить истинные пути их передвижения, определить численность рыб и объяснить колебания численности.

Косвенные данные, которыми мы можем располагать, даже пользуясь методом Хейнке, уже совершенно недостаточны для решения указанных современных задач рыболовства. Возникает крайняя необходимость устранить то особое затруднение, о котором писал Н. М. Книпович, и сделать наши исследования биологии рыб непосредственными.

Это затруднение в значительной степени могло бы быть устранено, если бы непосредственным объектом наших исследований была относительно мелкая, гомогенная в биологическом отношении группа рыб, представляющая в своем поведении одно целое. Научившись распознавать такие группы, отличать их друг от друга, мы могли бы путем контрольных обловов беспрерывно следить за ними и повсюду с ними

передвигаться, изучая окружающую обстановку и изменение биологического состояния и поведения этих групп. С большой долей вероятия мы могли бы принять, что поведение и биологическое состояние отдельных рыб, составляющих такую биологически гомогенную группу, не будет отличаться от поведения всей группировки в целом. Поэтому, непосредственно наблюдая жизнь такой группировки, мы тем самым будем непосредственно изучать жизнь отдельной рыбы. Отсюда понятно, какое колоссальное значение имело бы для современных ихтиологических исследований установление таких мелких биологически однородных групп рыб.

Прежде чем перейти к дальнейшему, уточним понятие о биологической группе рыб.

Представление о группе рыб часто связывается с пространственной обособленностью. Однако биологической можно считать только такую группу, пространственная обособленность которой объясняется общностью происхождения и относительно сходным образом жизни особей данной группировки. С этой точки зрения вид можно рассматривать как биологическую группу. Но вид не является биологически однородным, он может распадаться на более мелкие биологические группы — расы. Пространственную обособленность расы внутри ареала вида мы можем объяснить общностью происхождения рыб данной расы. Образ жизни расы является более однородным, чем таковой вида в целом. Мы не будем останавливаться на рассмотрении рас, так как нас интересуют более мелкие, а следовательно, и более однородные в биологическом отношении группировки рыб. Некоторые исследователи различают такие биологические группировки внутри расы. Эти группы недостаточно отличаются морфологически, чтобы их можно было назвать расами, но они заметно отличаются между собой по времени развития жизненного цикла, иногда по темпу роста. Эти биологические группы обособлены внутри ареала расы. Такие группы в большинстве случаев достаточно не определены и подробно не описаны. Они даже не имеют установившегося наименования: Книпович (1914—1915), говоря о подобных группировках воблы Каспийского моря, называет их то косяками, то формами или просто биологическими группами; Ловецкая [11], описывая биологию каспийской кильки, называет такие группировки стадами; Рунсфелл (Rounsefell [14]) подобные же группировки сельдей (Clupea pallasi), встречающиеся у берегов Аляски, называет местными популяциями.

Условимся впредь называть такие группы рыб стадами. Недостаточная изученность стад не позволяет нам с определенностью сказать о степени их биологической однородности. Однако то обстоятельство, что стадо рыб включает в себя, как и раса, все возрастные группы, говорит о биологической неоднородности этих группировок. Что касается более мелких, чем стадо, биологических группировок, то о них почти ничего определенного сказать нельзя, так как их изучению уделялось мало внимания. Иногда можно встретить в литературе данные, показывающие, что некоторые рыбы распределены в море по группам, подобранным или по размеру или по половому составу. Эти данные приводятся в работах между прочим, и авторы или ограничиваются констатацией фактов или связывают образование таких группировок рыб только с внешними причинами и тем самым отрицают самостоятельное существование группировок. Ряд авторов полагает даже, что эти группировки в природе вообще не имеют места, так как они проявляются только в уловах, благодаря избирательной способности орудий лова. Так, например, почти всеми авторами объясняется половой состав уловов (Мейснер [13], Танасийчук [15], Дойников [5] и др.).

Большое внимание уделяется стайному поведению и изучению структуры стай или косяков рыб (И. И. Месяцев [12], Когановский [7] и др.). Однако биологическая сущность стайности рыб до сих пор остается неясной [1].

Таким образом, по литературным данным трудно составить определенное представление о мелких биологических группах рыб. Придавая исключительно важное значение мелким биологическим группам рыб, о чем говорилось выше, мы взяли на себя задачу более детально изучить эти группы и по возможности выяснить их сущность.

Первоначально объектом исследования являлась азовская хамса (Engraulis encrasicholus maeotica).

Азовская хамса зимует в Черном море, а весной переходит в Азовское море, где остается до осени. Осенью хамса покидает Азовское море не сразу, выход ее

[1] Большинство авторов объясняет образование стай рыб всецело внешними причинами, такими, как температура, свет, пища, завихрение течений и т. д., тем самым отрицая стайность, как явление, присущее самим рыбам. Что касается наблюдающегося сходства рыб в стаях по линейным размерам, то оно объясняется также внешними причинами (течением).

растягивается таким образом, что первые стаи уходят в августе, тогда как последние задерживаются до ноября, а то и вовсе не успевают выйти и, застигнутые зимой, погибают. Весной хамса входит в Азовское море также не одновременно. Неодновременность входа и выхода хамсы одной расы натолкнула нас на мысль о существовании у Азовской хамсы нескольких биологических групп с несовпадающими во времени жизненными циклами. Чтобы это проверить, мы исследовали распределение хамсы в Азовском море в связи с ее биологическим состоянием. С этой целью были предприняты короткие рейсы с покрытием всего моря густой сеткой станций. При этом мы не намечали заранее геометрически правильную сетку станций, как принято, а пользовались своим принципом расстановки станций, руководствуясь биологическими признаками уловленной рыбы. Обработав рыбу данной станции, мы намечали другую станцию в зависимости от результатов анализа таким образом, чтобы в конце концов тут же в море оконтурить станции с одинаковыми биологическими показателями состояния рыбы. Признаки, которыми мы руководствовались, были следующие: коэффициент упитанности (по Фультону), стадия половой зрелости, интенсивность питания, содержание гемоглобина в крови в процентах (по Сали). Карты распределения хамсы в связи с биологическим состоянием были нами опубликованы (Лебедев [9, 10]). Оказалось, что в одно и то же время в таком сравнительно небольшом водоеме, как Азовское море, можно было наблюдать до 20 группировок хамсы, отличающихся между собой по биологическому состоянию. Во многих случаях соседние группы очень заметно отличались по упитанности, стадии половой зрелости и содержанию гемоглобина. Например, в южной половине моря имелась группировка, средние показатели которой были такими: упитанность по Фультону — 1,313, стадия половой зрелости (преобладающая) — II, гемоглобин — 50% по Сали. В то же время соседняя группировка имела: упитанность — 0,97, гемоглобин — 41,4%, стадия половой зрелости — VI. Различия между другими группировками были еще бо́льшие. Наличия таких группировок трудно объяснить только внешними условиями, которые в Азовском море не настолько различны, чтобы так влиять на биологическое состояние рыбы в разных местах и особенно в соседних группировках. Поэтому мы пришли к выводу, что наличие таких биологически различных групп определяется не внешними условиями (хотя и зависит от них), а различной природой самих групп.

В дальнейшем мы исследовали более детально отдельные группы. Приведем некоторые примеры: в центральной части Азовского моря 15.X.1939 была обнаружена группа хамсы. В пределах этой группы было сделано пять станций: три станции 15.X и две — четыре дня спустя. Для определения границ группы были сделаны станции в разных направлениях, как показано на рис. 1.

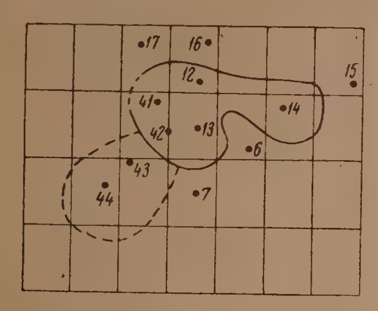


Рис. 1. Группировки азовской хамсы. (Бо́льшая сторона прямоугольника равна 10 милям)

В табл. 1 приведены данные, характеризующие состав рыб каждой станции. Мы видим, что на большой площади в любом месте исследованной группы ловилась хамса, сходная по всем исследованным признакам, тогда как за пределами описываемой группы, по соседству, ловилась в тот же день рыба, характеризующаяся иными значениями признаков. Среди исследованных признаков наименее варьировал по станциям средний линейный размер. На 43 и 44-й станциях рыба была тоже сходной по биологическому состоянию, но отличалась от рыб описываемой группировки. Важно заметить, что эта группировка была най-

дена вторично спустя четыре дня (см. станции №№ 41 и 42). Этот пример показывает, что в биологической группировке рыбы сходны даже по таким физиологическим признакам, как содержание гемоглобина и коэффициент зрелости. Однако во время разведки рыбы мы пользовались для различения группировки только такими биологическими признаками, которые в полевых условиях могут быть легко определены: линейные размеры, коэффициент упитанности, половой состав, стадия половой зрелости.

Таблица 1

Биологический анализ уловов хамсы в центральной части Азовского моря

Дата	№ станции	Улов хамсы в кг	Коэффициент половой зрелости ♂♂	Коэффициент половой зрелости ♀♀	Коэффициент упитанности	Содержание Hb в % по Сали	Средний размер рыб в мм
15.X	12	29,4	0,38	0,91	0,97	42,5	90,1
15.X	13	32,0	0,42	0,91	0,91	45,5	90,8
15.X	14	27,0	0,40	0,93	0,95	45,0	90,2
18.X	41	0,6	0,37	0,92	0,96	45,2	90,9
18.X	42	10,2	0,39	0,91	0,97	42,0	90,8
			Пограничные станции				
15.X	7	0,30	—	1,01	0,67	39,0	80,5
15.X	6	0,06	—	—	0,91	—	—
15.X	17	0,20	0,44	0,96	0,88	42,0	87,3
18.X	43	1,20	0,57	1,06	0,88	40,2	89,3
18.X	44	1,40	0,46	1,00	0,87	38,0	88,8

Ниже мы приводим рис. 2, на котором показана группировка хамсы, выявленная по двум признакам: упитанности и линейным размерам.

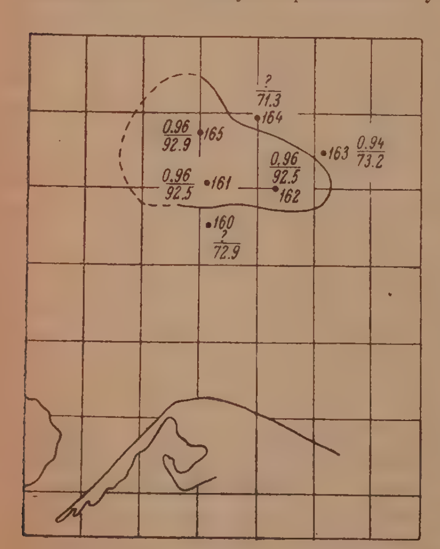


Рис. 2. Группировка азовской хамсы. (В числителе — коэффициент упитанности, в знаменателе — средние линейные размеры в мм)

Приведем еще один пример, показывающий, что в некоторых случаях однородность хамсы в группах легко обнаруживается по характеру вариационного ряда линейных размеров (табл. 2). Первые три станции были сделаны на площади около 35 кв. миль, станции №№ 56, и 57 — на площади около 20 кв. миль, станции №№ 55 и 58 приведены для сравнения. Таким образом нам удалось выяснить, что действительно хамса в Азовском море образует ряд обособленных групп, состоящих из рыб, сходных по ряду признаков. Каждая группа имеет ясные границы и занимает площадь до 200 кв. миль.

Перейдем к рассмотрению подобных группировок у других видов рыб, живущих в разных водоемах. Ниже приводятся данные (табл. 3), характеризующие группировки тюльки (Clupeonella delicatula), обнаруженные в Азовском море.

Таблица 2

Состав хамсы в уловах в предпроливье Азовского моря 27 сентября 1934 г.

№ станции	Улов хамсы в кг	Вариационные ряды линейных размеров хамсы в мм															M
		37,5	42,8	47,5	52,5	57,5	62,5	67,5	72,5	77,5	82,5	87,5	92,5	97,5	102,5	107,5	
42	212,0	—	—	1	0	3	4	0	1	0	8	20	40	21	23	4	91,9
46	68,0	—	—	1	0	1	3	1	2	0	9	20	41	17	18	5	91,8
47	336,0	—	—	—	2	0	5	0	1	0	11	21	48	20	24	4	91,9
55	65,0	—	4	3	9	11	6	10	5	9	25	51	54	88	11	8	84,9
56	319,0	—	—	—	1	0	2	2	5	5	23	32	41	29	15	3	90,1
57	407,0	—	—	—	—	6	8	4	4	2	21	29	43	31	17	9	90,1
58	2,8	18	29	23	37	16	7	3	1	—	—	4	1	2	—	—	—

Таблица 3

Данные о составе рыб в группах тюльки, обнаруженных в южной части Азовского моря 10.X.1940

№ станции	Улов тюльки в кг	% хамсы в улове	Средние размеры тюльки в мм	Колич. измеренных рыб	Средний коэфф. упитанности тюльки	n	Примечание
140	5,1	0,5	66,1	92	1,10	20	Первая группа
150	9,0	0,1	66,4	102	1,10	20	
154	1,1	0,2	66,4	77	1,07	20	
151	14,9	0	65,7	70	1,02	10	Вторая группа
152	2,3	0	66,3	66	1,02	10	
153	2,5	0	65,8	93	1,09	20	
158	4,5	0	66,3	70	0,99	10	Третья группа
161	2,8	48,0	66,4	90	0,99	20	
164	7,3	0,5	66,6	79	0,99	20	
160	2,4	8,0	—	—	—	—	Пограничные станции
162	8,3	12,0	—	—	1,10	15	
165	8,5	60,0	66,8	90	1,03	20	
156	единичн.	—	—	—	—	—	
157	единичн.	—	—	—	—	—	

Распределение описываемых группировок видно из приводимого рис. 3.

В июле 1942 г. мы исследовали группировку тюльки (Clupeonella delicatula) в Каспийском море. Для удобства изложения приведем эти данные несколько дальше.

Мы обработали также материалы, любезно предоставленные нам директором Аральской рыбохозяйственной станции И. Г. Загсом. Эти материалы представляют собой журналы траловых и сетных ловов леща, воблы, чехони, шемаи и белоглазки, а также данные анализов пола, стадии половой зрелости, упитанности, жирности, размера и веса указанных рыб. Необходимо заметить, что распределение этих рыб, за исключением леща, изучалось путем стандартных разрезов. Этот способ очень затрудняет исследование биологических группировок, так как станции намечаются заранее геометрически правильными разрезами, с расстоянием между станциями до 15—20 миль. Поэтому очень редко встречаются станции, сделанные в одних или соседних квадратах одновременно. Нас могли интересовать только такие станции. По лещу ма-

териал оказался для нас более полным, так как мы нашли больше случаев траления в соседних квадратах и даже на одном и том же месте.

В табл. 4 приводятся данные, относящиеся к тралениям, сделанным в квадратах №№ 53 и 54. Мы видим, что здесь ловился лещ, сходный по всем исследованным признакам. Чтобы иметь представление о величине группировки леща, приведем карту (рис. 4). Мы видим, что рыбы

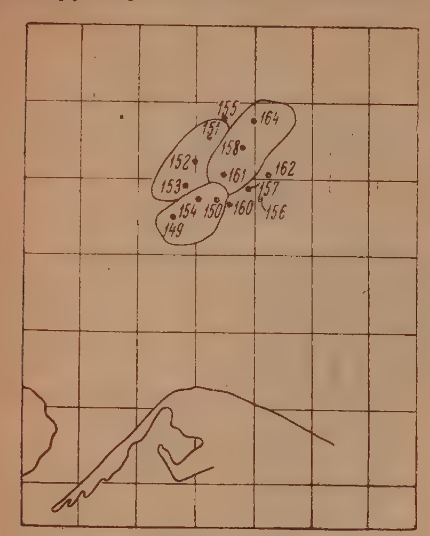


Рис. 3. Группировки азовской тюльки

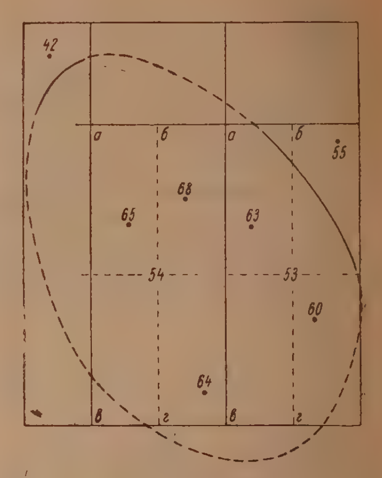


Рис. 4. Группировка леща в Аральском море. (Промысловый «квадрат» разделен на 4 части: *а, б, в* и *г*. Бо́льшая сторона промыслового «квадрата» равна 10 милям)

рассматриваемой группировки леща сходны по всем исследованным признакам, группировка ясно обособлена в пространстве и хорошо отличается от рыб, пойманных за границей описанной группировки (станции №№ 42 и 55). Подобные же группировки выявились у чехони, шемаи, белоглазки и воблы Аральского моря.

Таблица 4

Состав леща в траловых уловах в квадратах №№ 53, 54 (октябрь 1942 г.)

Дата	№ квадрата	№ станции	Улов леща в шт.	Средний размер леща в см	Коэфф. упитанности по Фультону	Состав рыб в улове по полу в %		Жирность	Примечание
						♂♂	♀♀		
29.IX	54	55	15	33,4	1,96	52	45	3,0	Пограничная станция
30.IX	53б	58	32	30,8	2,54	38	62	3,6	
5.X	54г	60	37	31,1	2,52	44	56	3,2	
11.X	53г	64	34	30,7	2,62	50	50	3,3	
11.X	54а	63	6	30,3	2,52	50	50	3,3	
11.X	53а	65	5	30,1	2,42	—	—	—	
23.IX	28б	42	5	24,3	1,85	20	80	1,3	Приводится для сравнения

Теперь остановимся на структуре группировок.

Как видно из приведенных данных, рассмотренные группировки заметно обособлены в пространстве. Концентрация рыб в группировках

не является постоянной. Так, в одной группировке хамсы (табл. 1) средняя концентрация равнялась 523 штукам на замет лампары, тогда как в предпроливном пространстве в группировках хамсы концентрация была в среднем 34 660 штук на замет лампары, т. е. в 66 раз больше. В одной и той же группировке концентрация рыбы может меняться в различное время. Так, например, в группировке хамсы, обнаруженной в центральной части Азовского моря 15.X, концентрация хамсы в среднем на замет лампары была равна 4911 рыбам, а 18.X концентрация была в пять раз меньше — 900 рыб на замет лампары.

Важно заметить, что чем меньше концентрация рыбы в группировке, тем бо́льшую площадь занимает эта группировка. Так, например, группировка хамсы с концентрацией рыбы около 35 000 штук на замет лампары занимала площадь, в десять раз меньшую, чем группировка хамсы с концентрацией 5000 штук. Обратившись к таблицам, характеризующим группировки других рыб, мы также увидим, что степень концентрации и рассеивания рыб в группировке различны. В некоторых группировках мы имеем единичные (меньше десяти) количества рыб за час травления, тогда как в других случаях концентрация рыб в несколько раз больше.

Из всего этого мы вправе заключить, что описываемые нами группировки рыб могут находиться как в состоянии высокой концентрации, так и в разреженном состоянии.

Посмотрим, какую структуру могут приобретать описываемые нами группировки, когда рыбы этих группировок не находятся в рассеянном состоянии. Здесь уместно привести интересные наблюдения с самолета, произведенные некоторыми авторами. Кротов [8], производя авиаразведку скумбрии в Черном море, обнаружил, что стаи этой рыбы не разбросаны беспорядочно, а собраны обособленными группами. Эти группы Кротов назвал «полями косяков». Голенченко [2] наблюдал такое же явление в Черном море у пеламиды и хамсы. Он назвал эти образования скоплениями косяков. Позднее Когановский [7] наблюдал такие же обособленные группы косяков у дальневосточной сардины. К сожалению, ни один из авторов не исследовал эти группировки более детально, и сущность их осталась неизвестной. Предполагая, что подобные обособленные скопления стай есть описываемые нами группировки, мы исследовали состав рыб в различных стаях каждого скопления. 24.X.1940 в Керченский пролив вошли косяки хамсы. С самолета эти косяки, или стаи, представлялись единым скоплением, как это изображено на рис. 5. Были взяты три пробы из разных косяков (стай) этого скопления, как указано на карте. Анализ показал, что хамса в различных косяках этого скопления была очень сходной как по линейным размерам, так и по половому составу. 28.X в Керченский пролив вошло второе скопление косяков хамсы. Из разных косяков этого скопления также были взяты три пробы. И в этом случае анализ проб показал, что хамса в различных косяках скопления была сходной по размерному ассортименту и по половому составу, но хорошо отличалась от рыб первого скопления. Анализы проб обоих скоплений представлены в табл. 5.

В 1942 г. мы наблюдали два скопления стай тюльки в Каспийском море: одно скопление у косы Песчаной, второе у мыса Ракушечный. Из различных стай этих скоплений были взяты пробы. Данные анализа этих проб указаны в табл. 6. Не трудно видеть, что во всех пробах первого скопления тюльки у косы Песчаной наблюдалась рыба очень близких размеров и полового состава.

В пробах, взятых из различных стай второго скопления, тюлька также была сходной как по линейным размерам, так и по половому составу, но очень ясно отличалась от рыб первого скопления.

Основываясь на приведенных данных, мы можем предположить, что обособленное в пространстве скопление косяков не есть случайное образование, а представляет биологическую группировку, не отличающуюся по своей сущности от группировок, находящихся в рассеянном состоянии.

Таблица 5

Состав рыб в скоплениях косяков хамсы в Керченском проливе осенью 1940 г.

Дата	№ пробы	Квадрат	Вариационный ряд длины хамсы в мм								n	M	Соотношение полов в пробе в %	
			72,5	77,5	82,5	87,5	92,5	97,5	102,5	107,5			♂♂	♀♀
24.X . . .	1	1	1	3	16	21	15	3	1	0	60	87,4	71,3	28,7
	2	17	3	6	28	29	23	8	2	1	100	87,4	70,0	24,0
	3	42	0	2	16	18	10	4	0	0	50	87,3	80,0	20,0
	—	—	4	11	60	68	48	15	3	1	210	87,35	75,5	24,5
28.X . . .	1	3	2	5	16	26	24	4	4	0	85	88,2	34,6	65,4
	2	1	1	6	18	32	24	7	0	1	100	88,0	36,0	64,0
	3	663	2	5	13	25	21	6	2	0	74	88,2	31,5	68,5
	—	—	5	16	47	63	69	17	6	1	259	88,1	33,5	66,5



Рис. 5. Вход элементарной популяции хамсы в Керченский пролив 24.X.1940 (авиаразведка № 88, наблюдатель Корецкий)

Из приведенных карт мы можем довольно ясно представить себе структуру описываемых нами группировок. Несмотря на то, что группировка состоит из многочисленных стай различного размера и различной формы, она четко обособлена в пространстве и ведет себя как одно целое. Судя по форме и расположению косяков, они следуют строго друг за другом (рис. 5 и 6). Количество и форма отдельных стай (косяков) непостоянны.

Таблица 6

Анализ проб тюльки Каспийского моря, взятых из разных стай отдельных скоплений

Место лова	Дата	№ пробы	Вариационный ряд линейных размеров тюльки в мм														M	n	Половой состав пробы в %	
			60,0	62,5	67,5	72,5	77,5	82,5	87,5	92,5	97,5	102,5	107,5	112,5	117,5	122,5			♂♂	♀♀
Коса Песчаная	21.VII	1	—	—	—	—	—	2	6	13	21	27	10	3	3	—	99,7	85	38	92
» »	»	2	—	—	—	—	—	2	5	7	21	35	11	2	5	—	100,9	88	26	74
» »	»	3	—	—	—	2	2	0	4	7	17	31	12	4	1	1	100,2	81	17	83
» »	»	4	—	—	—	—	1	3	5	8	18	35	6	5	0	2	100,0	82	20	80
» »	»	5	—	—	—	—	—	3	8	9	22	39	10	5	2	—	100,0	98	16	84
» »	22.VII	6	—	—	—	3	4	3	3	3	15	41	13	9	3	—	100,2	102	26	74
» »	»	7	—	—	1	0	0	0	2	12	13	46	12	3	4	2	101,6	101	20	80
Мыс Ракушечный	18.VII	8	—	—	1	1	4	4	17	15	35	6	10	4	1	—	95,1	98	79	21
» »	»	9	—	—	1	2	5	4	12	13	38	18	7	5	1	—	95,7	106	88	12
» »	21.VII	10	—	—	—	2	8	3	9	8	34	13	7	1	2	—	95,1	87	85	15

Группировка может собраться в несколько больших или даже в одну огромную стаю, или состоять из многочисленных стай разного размера и может находиться в рассеянном состоянии, не образуя ни одной стаи.

Таким образом, описываемые нами группировки весьма эластичны по своей структуре и могут находиться в разной степени концентрации и рассеяния. Рассеяние группировки не ведет к ее распаду. Целостность группировки сохраняется и в том случае, если группировка не образует ни одной стаи.

Что же удерживает рыб в группировках вместе, насколько постоянны такие группировки, как они образуются и какое они имеют биологическое (адаптивное) значение? На этих вопросах остановимся хотя бы в самых общих чертах.

Сущность описываемых группировок может быть выяснена, отчасти, из состава рыб. Мы установили, что рыбы, составляющие группировку, близки по всем исследованным признакам. Такие признаки сходства, как линейные размеры, упитанность, стадия половой зрелости, содержание гемоглобина в крови и т. д., показывают, что это сходство является физиологическим. Оно указывает на то, что рыбы одной группировки обладают

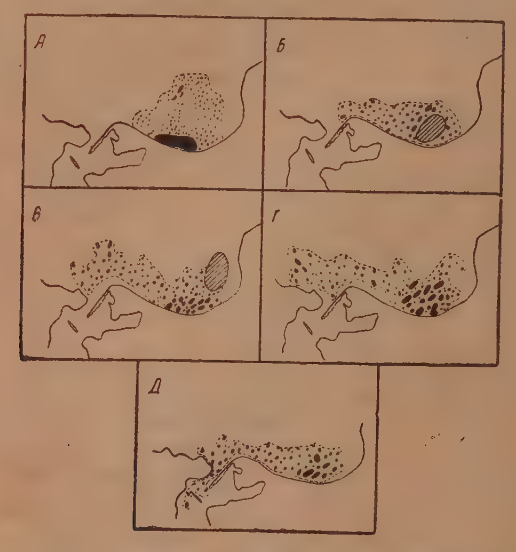


Рис. 6. Поисковые движения элементарной популяции хамсы в Азовском море в районе Керченского пролива, по наблюдениям с самолета

А — разведка № 96, наблюдатель Голенченко; *Б* — разведка № 104, 17.XI.1940, наблюдатель Голенченко; *В* — разведка № 106, 18.XI.1940, наблюдатель Корецкий; *Г* — разведка № 108, 19.XI. 1940, наблюдатель Корецкий; *Д* — разведка № 109, 20.XI.1940, наблюдатель Голенченко

совпадающим во времени жизненным циклом. Это и является одной из причин, удерживающих рыб вместе. Находясь в одинаковых условиях и обладая одинаковым природным темпом развития, рыбы одной группировки имеют одинаковую стадию половой зрелости, сходные линейные размеры и, вероятно, темп роста, близкую упитанность и т. д. Благодаря этому они одновременно нагуливаются, зимуют, в одно время идут на нерест, возвращаются с нереста и т. д. Физиологическое сходство определяет, таким образом, единство поведения всей группы в целом и обеспечивает прочную органическую связь между особями одной

группировки даже во время рассеивания. Поэтому рассеивание, например, на местах нагула не ведет к распаду группировки.

Разберем вопрос о возникновении подобной группировки. Совершенно невероятно, чтобы такие группировки могли возникнуть случайно или только под влиянием внешних условий. Невозможно предположить, чтобы в разных местах моря могли случайно собраться рыбы, сходные по физиологическим и биологическим признакам — в одном месте самцы определенных размеров и упитанности, а по соседству самки, одинаковые по размеру, жирности, половой зрелости и т. д. Также невероятно, чтобы сходство по всем признакам могло возникнуть в результате длительного пребывания вместе первоначально несходных рыб. Как бы ни были одинаковы условия, они не могли бы нивелировать бывшие различия и сделать физиологически отличных рыб сходными. Нельзя, например, предположить, что мелкие и слабо упитанные рыбы и крупные хорошо упитанные рыбы, собравшись случайно вместе, приобрели бы через некоторое время сходные размеры и упитанность потому, что они находились в одинаковых условиях.

Остается предположить, что такие группировки могли возникнуть только на местах рождения.

Несомненно, что эти группировки являются биологическими. Однако это слишком общее название, так как вид, раса, стадо, как мы говорили выше, тоже являются биологическими группировками.

Описываемая группировка, очевидно, не является ни расой, ни стадом, так как состоит не из всех возрастных групп, а поэтому и не может являться наследственной. Мы показали, что те образования, которые названы различными авторами «полями косяков», «скоплениями косяков» или просто «скоплениями», являются не чем иным, как описываемыми нами группировками. Однако мы не можем назвать нашу группировку ни полем косяков, ни скоплением косяков, ни стаей, ни косяком. Понятия «косяк», «стая» и т. п. никогда не ассоциируются с дисперсным состоянием рыбы. Наши же группировки не всегда образуют стаи, они часто бывают и в рассеянном состоянии.

Мы назвали описываемые группы «элементарными популяциями». Предположив, что элементарные популяции возникают на местах рождения, мы тем самым сделали вывод об общности происхождения рыб, составляющих элементарные популяции. Однако на местах рождения возникают вообще все биологические группировки — и вид, и раса, и стадо. Вопрос заключается не в том, где возникают элементарные популяции, а как они образуются.

Пользуясь данными В. В. Васнецова [1] и других авторов, а также некоторыми собственными наблюдениями, мы представляем себе возникновение и дальнейшее существование элементарной популяции следующим образом. По данным Васнецова, мальки рыб, на различных этапах своего развития характеризующиеся также и определенными линейными размерами, питаются неодинаково и поэтому в строгом соответствии со своими линейными размерами занимают различные ниши. В силу закона изменчивости эмбрионы даже одного и того же помета, обладая различным темпом развития, неодновременно переходят из одного этапа развития в другой. Это, вероятно, влечет за собой разделение одного поколения молоди на отдельные группы, приуроченные к разным нишам. Поэтому мы наблюдаем одновременно даже в одном полое обособившиеся стайки мальков, состоящие из особей, подобранных по размерам.

До некоторого времени различные группы одного поколения находятся на местах рождения. Однако при достижении определенного этапа развития, а следовательно, и линейных размеров, молодь начинает покидать места рождения. Вобла, например, по данным Васнецова, по-

кидает места рождения по достижении 22 м. Группы мальков воблы, особи которых достигли в среднем 22 мм, устремляются вон из полоев. Встречаясь по пути с такими же группами из других полоев, стайки мальков одинакового размера постепенно сольются в одну сплошную стаю или несколько крупных стай, идущих друг за другом на взморье.

Так образуется первая элементарная популяция, состоящая из особей одного этапа развития, а следовательно, одинакового темпа развития и сходных линейных размеров. Вслед за этой группой подрастает вторая. Следующие партии мальков при достижении того же этапа, а следовательно, тех же размеров, образуют таким же образом другие элементарные популяции.

Таким образом, в каждой элементарной популяции окажутся рыбы не только одинакового размера, но и сходного темпа развития; поэтому элементарная популяция и представляет собой группу рыб, сходных в физиологическом отношении.

Понятно, что особи первой популяции будут и в дальнейшем отличаться по линейным размерам и всем другим физиологическим признакам от своих собратьев, отставших в развитии и образовавших другие элементарные популяции. Наше предположение об образовании элементарных популяций объясняет сходство рыб по всем признакам за исключением полового состава. В порядке гипотезы мы можем объяснить подбор рыб по полу в элементарных популяциях следующим образом.

Тот факт, что в большинстве случаев самцы рыб достигают половой зрелости раньше самок, позволяет предположить, что самцы отличаются от самок и темпом своего общего развития. Отсюда можно предположить, что и переход из одного этапа развития в другой у потенциальных самцов и самок будет происходить не одновременно. Если потенциальные самцы будут быстрее развиваться, то они первыми будут покидать места рождения. Следовательно, первые элементарные популяции будут состоять из самцов. Однако в природе мы не наблюдаем элементарных популяций, состоящих только из самцов или самок. Имеются разнообразные соотношения полов. Совершенно очевидно, что в силу закона изменчивости самцы, так же как и самки, не будут одинаковы. Среди самцов, так же как и среди самок, всегда будут особи, уклоняющиеся в физиологическом отношении в ту или другую сторону от большинства особей своего пола. Отсюда понятно, что в первой элементарной популяции будут преимущественно самцы с небольшой примесью самок, во второй процент самок будет больше, затем соотношение полов будет одинаково, в следующей популяции будут преобладать самки. Таким образом, если в одной элементарной популяции мы имеем самцов и самок, то эти самцы в темпе своего развития не будут отличаться от самок своей популяции. Последнее предположение основано на том, что самцы и самки одной элементарной популяции очень часто имеют одинаковые степень половой зрелости и другие физиологические признаки, тогда как самцы и самки различных элементарных популяций могут значительно отличаться.

Теперь представим себе дальнейшую судьбу элементарной популяции. Молодь одной элементарной популяции, попав одновременно и вместе в море, будет нагуливаться на одной и той же кормовой площади. Так как по своей природе рыбы одной элементарной популяции обладают одинаковым темпом развития, то, попав в одинаковые условия, рыбы будут нагуливаться в одном темпе; одновременно закончив нагул, они начнут опять вместе передвигаться к местам зимовки, очевидно вместе, в одних условиях, будут зимовать, одновременно закончат зимовку и опять же вместе уйдут в другие жизненно необходимые места.

Таким образом, мы не видим естественных причин, которые могли бы привести к распаду всей элементарной популяции и нарушили бы

прочную органическую связь между рыбами одной элементарной популяции, заключающуюся в совпадении периодов жизненного цикла. Находясь вместе, рыбы естественно будут подвергаться одинаковым влияниям среды, а имея сходное физиологическое состояние, они будут одинаково реагировать на внешние раздражения. Отсюда ясно, что поведение рыб одной элементарной популяции будет одинаковым. Элементарные популяции одного вида могут, повидимому, смешиваться в пространстве, проникая друг в друга. В какой степени возможно такое проникновение?

Если элементарная популяция, передвигаясь, например, в поисках пищи, подойдет к другой элементарной популяции, то произойдет, вероятно, следующее: передние стаи подошедшей элементарной популяции, увидя рыб другой элементарной популяции своего вида, не могут на них не реагировать и в силу чувства контакта будут повторять движения этих рыб.

Если первая элементарная популяция не передвигается, то передние стаи подошедшей элементарной популяции остановятся, а это вызовет остановку сзади идущих стай и последующих, так что в конце концов подошедшая элементарная популяция не проникнет целиком в первую, а расположится рядом.

Первоначально смешение произойдет на границе встретившейся популяции, но чем дольше они будут вместе, тем больше одна популяция будет смешиваться с другой. Мы действительно в ряде случаев наблюдали такое смешение. Оно легко обнаруживается по характеру вариационных кривых линейных размеров и других признаков. Обыкновенно кривые в этом случае имеют две ясно выраженные вершины. У пелагических рыб одна элементарная популяция может расположиться под другой. В этом случае, облавливая всю толщу воды, мы можем захватить сразу рыб двух популяций и также получим двухвершинную кривую. Однако даже такое смешение двух элементарных популяций в пространстве не приведет к их полному слиянию во времени, так как каждая из группировок, обладая своим ритмом жизнедеятельности, обособится в момент передвижения на зимовку или к местам нереста. Отстающая в темпе развития элементарная популяция останется на месте, а другая, подготовившись к миграции, уйдет. В это время может произойти частичный обмен составом между популяциями. Действительно, анализ признаков сходства показывает, что все количественно изменяющиеся признаки могут быть представлены вариационным рядом с ясным преобладанием рыб среднего класса. Это преобладание как раз и отражает ядро элементарной популяции. Чем больше отличаются рыбы от этого среднего класса, тем слабее они связаны с данной элементарной популяцией. В зависимости от условий, в которые попадают эти рыбы, связь может то усиливаться, то ослабевать.

Если соседняя элементарная популяция по своему развитию ближе подходит к уклонившимся рыбам первой популяции, то эти рыбы отстанут от своей популяции и присоединятся к соседней. Таким образом, более старшие элементарные популяции уже не будут являться одновозрастными. Если нет поблизости других элементарных популяций, то отставшие от своей элементарной популяции рыбы могут некоторое время держаться отдельно. Такие «блуждающие» рыбы легко узнаются по характеру улова, кривой Петерсена и упитанности. Уловы блуждающих рыб небольшие. Упитанность резко отличается в ту или иную сторону от средней упитанности рыб для данного времени, кривая Петерсена очень растянута и дает много вершин или не имеет ясно выраженных подъемов, в улове всегда встречаются рыбы других видов. «Блуждающие» рыбы служат иногда хорошим показателем отсутствия поблизости крупных скоплений исследуемой рыбы.

Мы сейчас не имеем достаточно данных, чтобы распространить описанное явление на всех рыб, живущих в море. Однако уже сейчас мы можем предполагать, что стадные рыбы, такие, как скумбрия, пеламида, сардина, образуют элементарные популяции. Это предположение основано на том, что у перечисленных рыб наблюдались обособленные скопления или поля косяков, сущность которых теперь понятна в свете наших исследований. Некоторые авторы наблюдали у различных рыб, именно пикши, трески, камбалы, наваги и сельди, группировки, состоящие из особей сходных размеров или подобранных по половому составу. Сущность таких группировок теперь также становится понятной. Отсюда весьма вероятно предположить, что и эти рыбы образуют элементарные популяции. Постараемся теперь уяснить, какое биологическое (адаптивное) значение имеют элементарные популяции.

Вопрос о том, как мигрирующая рыба находит свой путь, до сих пор не выяснен. Действительно, трудно предположить, чтобы рыба, затерянная в необъятных просторах моря, только при помощи своей чувствительности и внешним раздражениям могла безошибочно находить жизненно необходимые ей места. Мы полагаем, что дело заключается не только в чувствительности, но также и в особом приспособлении биологического характера. Таким приспособлением для нахождения пути и является элементарная популяция. Чтобы убедиться в этом, рассмотрим рис. 6, на котором изображены карты авиаразведки хамсы. На рисунке видно, как ведет себя обособленная группировка хамсы в Азовском море перед выходом в Керченский пролив. Такая обособленная группа стай, как мы видели, является элементарной популяцией. Подойдя к южным берегам Азовского моря (разведка № 96), элементарная популяция хамсы начинает растекаться в разные стороны. Некоторые стаи, блуждая, миновали пролив и идут на север, т. е. в обратную сторону (разведки №№ 106 и 108). Но достаточно было одной какой-либо стае, блуждая, попасть случайно в пролив и почувствовать здесь черноморское течение, как эта стая, перестав блуждать, устремилась, видимо, против течения, увлекая за собой сзади идущие стаи. Так, очевидно, стая за стаей, вся элементарная популяция оказалась втянутой в пролив. Таким образом, амебообразное «поисковое» передвижение элементарной популяции, которое мы в данном случае проследили, и является биологическим приспособлением, позволяющим мигрирующим рыбам легко находить свой путь. (Видимо основное биологическое значение элементарных популяций заключается в ослаблении конкуренции внутри вида, так как эти группировки обеспечивают очередность использования мест размножения, питания и т. д.).

Исходя из всего сказанного, мы можем дать следующее предварительное определение элементарной популяции.

1. Элементарная популяция это пространственно обособленная, многочисленная группа рыб, тесно связанная совпадающим во времени, жизненным циклом всех особей этой группы в силу их природной физиологической однородности и сходства.

2. Популяция называется элементарной, так как она неделима на биологические группы, и гомогенна по своему составу.

3. В своей основе элементарная популяция по составу является стойкой, повидимому пожизненной группировкой, но часто изменяющейся за счет крайних вариантов физиологического сходства. Благодаря такой динамичности состава элементарная популяция, хотя и образуется на местах рождения, но не является одновозрастной группировкой.

4. По своей структуре элементарная популяция является весьма эластичной; временами она образует неустойчивые, изменяющиеся по числу и величине косяки (стаи), от одного до множества, но может так-

же находиться в рассеянном состоянии, не образуя стай и занимая максимальную для нее площадь.

5. Элементарные популяции могут смешиваться в пространстве, оставаясь обособленными по времени. Элементарная популяция не является наследственной, коль скоро она не представлена рыбами всех возрастов.

6. Элементарная популяция может быть разными способами оконтурена и закартирована и может быть под наблюдением в течение длительного времени (мы наблюдали одну и ту же элементарную популяцию в течение двух месяцев, прекратив наблюдение за неимением судна).

Нами сделан только первый шаг к раскрытию сущности элементарной популяции. Многое еще остается невыясненным, спорным и может быть впоследствии нам придется отказаться от некоторых положений, высказанных сейчас в виде гипотезы. Однако несомненно, что элементарная популяция — это биологическая группа, позволяющая наблюдать за собой беспрерывно по крайней мере в течение нескольких месяцев. Этот срок совершенно достаточен, чтобы узнать многие стороны жизни рыб, которые другим путем нам познать в ближайшие годы вряд ли удастся.

Литература

1. Васнецов В. В., Приспособление к питанию у леща, воблы и сазана, рукопись, 1940.—2. Голенченко А. П., Опыт разведки хамсы при помощи самолета, Тр. АЗЧЕРНИРО, вып. 12, 1940.—3. Голенченко А. П., Распределение пеламиды в Черном море, Рыб. хоз-во СССР, № 2, 1939.—4. Heincke F., Die Naturgeschichte des Herings, 1898.—5. Дойников К. Г., Материалы по биологии и оценке запасов осетровых рыб Азовского моря, Доно-куб. н. рыбохоз. ст., 1936.—6. Книпович Н. М., Гидрология морей солоноватых вод, 1938.—7. Когановский А., Состав стад и поведение дальневосточной сардины (в связи с океанографическими условиями), диссертация, Свердловск, 1942.—8. Кротов А. В., Черноморская скумбрия, Тр. Укр. н.-и. ст. морск. рыб. хоз-ва, т. VIII, 1940.—9. Лебедев Н. В., К вопросу предсказания сроков миграции Азовской хамсы, Ученые записки МГУ, Гидробиология, вып. XXXIII, кн. 3, 1939.—10. Лебедев Н. В., Возможность предсказания сроков миграции азовской хамсы, Зоологический журнал, т. XIX, вып. 4, 1940.—11. Ловецкая А. А., Распределение и возможность дрифтерного лова кильки в среднем и южном Каспии, Рыб. хоз-во СССР, № 1, 1940.— 12. Месяцев И. И., Строение косяков стадных рыб, Изв. Ак. Наук СССР, 1937.—13. Мейснер В. И., Промысловая ихтиология, 1933.—14. Rounsefell J. A. and Dahlgren E. H., Fluctuations in supply of herring Clupea Pallasii in Prince William Sound, Alaska, Bull. of Bur. of Fish., v. XLVII, No. 9, 1932.—15. Танасийчук Н. П., Нерест трески в Мурманских водах, Карело-Мурманский край, № 5—6, 1932.

ELEMENTARY POPULATIONS OF FISHES

N. V. LEBEDEV

Zoological Institute of the State University of Moscow

Summary

1. An elementary population is a spatially isolated numerous group of fishes closely bound together by a coinciding in time life-cycle of every individual in the group due to their natural physiological homogeneity and alikeness.

2. The population is called elementary because it cannot be subdivided anymore into other biological groups and is homogeneous in its composition.

3. In its substantial part an elementary population is an obviously lifelong grouping, stable in its composition, though often experiencing changes at the cost of the variants lying at the extreme ends of this physiological similarity. Due to this dynamic character of its composition the elementary population, though it is formed at the sites of birth, is not a grouping of fishes of one and the same age.

4. The elementary population is very elastic in its structure; at certain times it forms unstable, changeable as to numbers and size shoals — one or many,— but it may exist in a state of dispersion, not forming any shoals and occupying the maximal area possible for it.

5. Elementary populations may become mixed in space, while remaining isolated in time. An elementary population is not hereditary, since it is not represented by fishes of every age.

6. An elementary population can be delimited and mapped with the help of various methods and may be observed for a long interval of time. (We have had under observation one elementary population during two months and the observation was left off only due to the lack of a ship).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

СТУПЕНИ ОНТОГЕНЕЗА КОСТИСТЫХ РЫБ (TELEOSTEI)

Т. С. РАСС

Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва

Необходимость дифференцирования икринок и личинок рыб по основным ступеням развития вполне очевидна. Дифференцирование нужно для целей систематики и анализа распределения ранних стадий, для установления дрейфа икринок и личинок, для установления критических периодов развития, наконец для выяснения основных эколого-морфологических закономерностей в строении и развитии.

Анализ литературы показывает большие разногласия в номенклатуре стадий развития рыб, употребляемой различными авторами. Одни авторы чрезвычайно детализируют процесс развития, различая в нем множество ступеней (например Роллефсен, Rollefsen [35] различает 12 стадий развития икринок, а Томсон и ван-Клеве, Thompson a. van Cleve [44] — 12 стадий для личинок и мальков); другие, напротив, различают чрезвычайно малое число ступеней развития, соединяя в одну группу резко различные стадии (Агассиц, Agassiz [1], Эренбаум, Ehrenbaum [12], Казанский [21] и др.).

Принятие чрезмерного количества стадий крайне затрудняет проведение исследований количественного распределения икринок и личинок рыб, и сами авторы, вводящие излишне дробные подразделения, вынуждены объединять по нескольку принимаемых ими стадий для получения отчетливой картины (см., например, Томпсон и ван-Клеве [44]). Обособление слишком малого количества стадий не менее вредит делу, не позволяя установить по собранному материалу места и условия размножения рыб, а также проследить дрейф личинок.

Поэтому приходится уделить особое внимание вопросу классификации фаз и стадий развития рыб. Опыт изучения большого и разнохарактерного материала, бывшего в нашем распоряжении, привел нас к установлению описываемой ниже шкалы стадий, оказавшейся наиболее целесообразной при обработке больших материалов.

Мы различаем две категории ступеней развития: фазы и стадии. Первые охватывают существенно различные периоды онтогенеза, вторые представляют подразделения более дробные. При этом мы стремимся характеризовать фазы и стадии развития по одной категории признаков, и именно по морфологическим признакам.

Различимы четыре основные фазы развития (рис. 1): 1) икринка, 2) предличинка или личинка с желточным мешком, 3) личинка и 4) малек (обычно сеголеток), существенно отличающиеся морфологически и экологически. Фаза икринки (яйца рыбы — ovum, рис. 1, *И*) не нуждается в особой характеристике. Фаза предличинки (praelarva, рис. 1, *П*) характеризуется наличием желточного мешка и длится от момента выхода из икринки до полной резорбции желтка. Фаза личинки (larva, рис. 1, *Л*) длится от момента резорбции желтка до окончания метаморфоза, обычно совпадающего с появлением чешуй на боках тела

и с принятием облика, сходного с обликом взрослых особей вида. Фаза малька, или молоди (juvenis — рис. 1, *М*), начинается после окончания метаморфоза и длится до наступления половозрелости.

Обособляемые нами градации более или менее соответствуют естественным периодам развития. Фаза икринки, или яйца рыбы, охватывающая период эмбрионального развития, несомненно существенно отлична от личиночных или мальковых стадий. Столь же отлична от остальных фаз фаза предличинки, по существу имеющая характер эмбриона. Наличие специфического органа — желточного пузыря, или мешка, обусловливающего меньшую подвижность предличинки и отсутствие активного питания резко обособляют эту фазу от последующей.

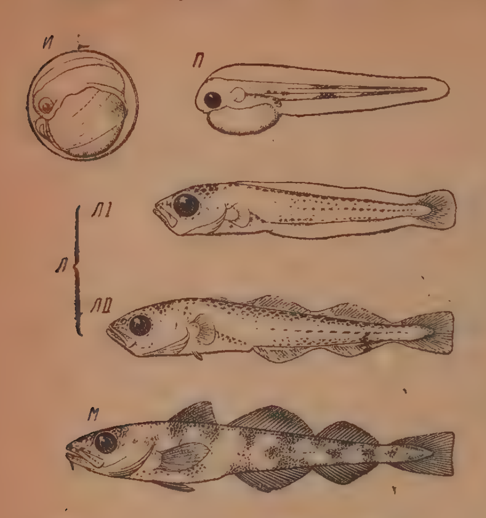


Рис. 1. Фазы (или этапы) развития костистой рыбы (на примере трески Gadus morhua).

И — икринка, яйцо (ovum); *П* — предличинка (praelarva); *Л* — личинка (larva): *Л I* — стадия неоформившейся личинки (protopterygiolarva); *Л II* — стадия оформившейся личинки (pterygiolarva); *М* — малек (juvenis)

Фаза личинки охватывает основную часть периода морфогенеза (Северцов, Sewertzoff [42]). На этой ступени развития организм представляет собой свободно живущую, активно питающуюся форму, имеющую, однако, ряд специфических личиночных органов (эмбриональные плавники, личиночную пигментацию и т. д.), отсутствующих у взрослой особи. В этой фазе развития рыбка не имеет еще достаточно сформированных плавников, в связи с чем ее миграции обычно носят характер дрейфа — вначале пассивного, затем активного.

Эта фаза развития рыбы соответствует личиночным фазам червей, иглокожих, моллюсков, членистоногих, амфибий и должна также носить наименование личиночной, какие бы ни укоренились за ней другие названия (большинство авторов, в том числе и мы в прежних работах,— см. табл. 1 — называли эту стадию «послеличиночной» — postlarval stage, или мальковой).

У рыб личинки обычно меньше отличаются от взрослых особей, чем у многих беспозвоночных. Это обусловлено прежде всего тем, что у зародыша рыб чрезвычайно рано — уже внутри яйцевых оболочек — отчетливо формируется тип строения, в отличие от зародышей многих беспозвоночных (червей, иглокожих). Поэтому у многих рыб развитие происходит скорее путем анаморфоза (постепенных преобразований), чем путем метаморфоза (Иванов [20]). Тем не менее и здесь нередко хорошо выражена фаза личинки: налицо специфически личиночные органы (наружные жабры у Cobitidae, эмбриональные плавники у огромного большинства рыб, удлиненные лучи плавников у Lotini, у Lophiidae, Macruridae, Trachypteridae, и т. д.), а также специфические для личинок крупные клетки (Ежиков [13]). Нельзя поэтому согласиться с мнением

Ежикова, предлагающего называть не личинками, а нимфами «...такие молодые формы, которые имеют в основном организацию взрослых животных и отличаются от последних величиной тела, наличием незначительных признаков недоразвития и немногочисленными приспособлениями, отсутствующими во взрослом состоянии». Личиночная фаза у рыб достаточно хорошо выражена и может быть вполне сопоставляема с соответствующими стадиями беспозвоночных. Окончание личиночной фазы совпадает с окончанием периода морфогенеза, и следующая за ней фаза малька приходится уже на период роста.

Фаза малька (молоди) начинается по окончании периода морфогенеза, с момента перехода организма в период роста (Северцов [12]), характеризующийся отсутствием резких преобразований строения и постепенным ростом сформировавшейся рыбки. Это — фаза активно передвигающегося, вполне сформировавшегося организма.

Как уже говорилось выше, фазы развития подразделяются нами на стадии. В фазе икринки мы различаем четыре стадии эмбрионального развития плюс нулевую стадию (обозначающую неразвившуюся мертвую или неоплодотворенную икринку), подсчитываемую при количественных исследованиях обычно вместе с первой.

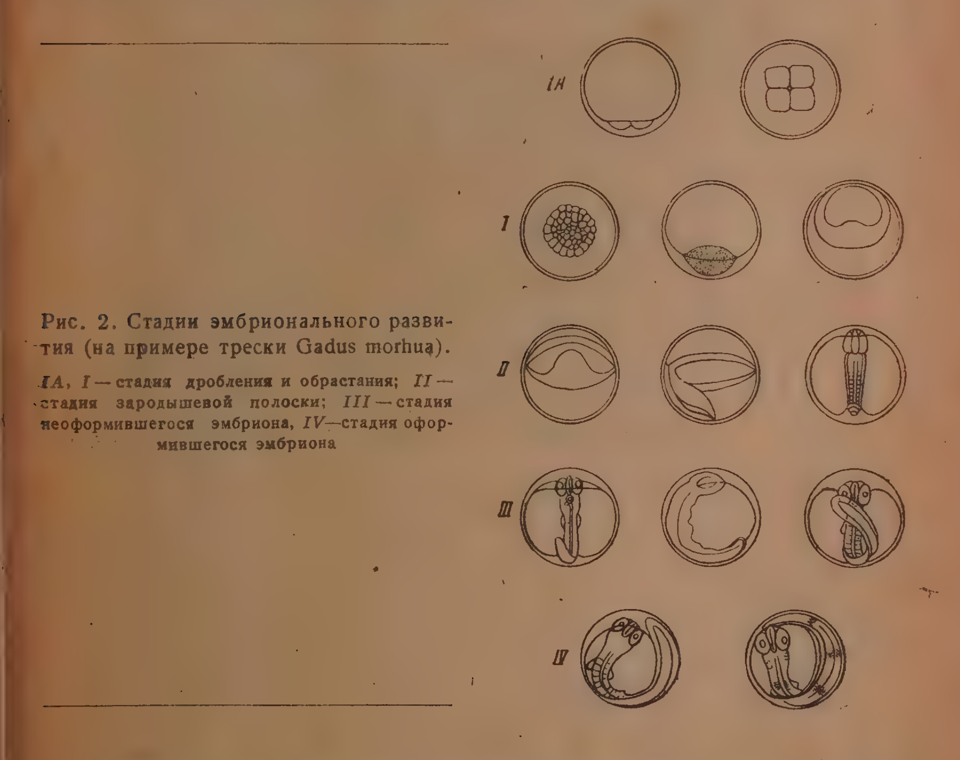


Рис. 2. Стадии эмбрионального развития (на примере трески Gadus morhua).

IA, I — стадия дробления и обрастания; *II* — стадия зародышевой полоски; *III* — стадия неоформившегося эмбриона, *IV* — стадия оформившегося эмбриона

Нулевая, или стадия неоплодотворенной икринки, характеризуется отсутствием признаков дробления и, нередко, наличием мутного белого пятна на оболочке икринки в области анимального полюса. Первая, или стадия дробления и обрастания (рис. 2, *I*), длится от начала дробления до начала зарастания зародышевой полоски вверх от бластодермального кольца (валика). Целесообразно выделять из первой стадии начальную стадию дробления: от двух до восьми бластомеров (рис. 2, *IA*). Вторая, или стадия зародышевой полоски (рис. 2, *II*), длится от появления зародышевого выроста до момента отделения хвоста эмбриона

от желтка (появления хвостовой почки). Третья, или стадия неоформившегося эмбриона (рис. 2, *III*), длится от момента обособления хвоста (хвостовой почки) до момента, когда эмбрион охватит (или может охватить) по периферии весь желток. Четвертая, или стадия оформившегося эмбриона (рис. 2, *IV*), длится от момента охвата эмбрионом всего желтка до выхода из икринки. Обычно на четвертой стадии у эмбрионов многих рыб полностью пигментированы глаза, а на теле пигментные клетки располагаются специфичным для каждого вида образом.

Попытки установить общие эмбрионам ряда рыб стадии развития встречаются у многих авторов. Принцип разделения по стадиям различен: некоторые авторы устанавливают стадии по пигментации (Бьюкенен-Уолластон, Buchanan-Wollaston [7]), другие — по морфологическим признакам (Боуман, Bowman [6], Хоглунд, Höglund [8]), наконец, некоторые авторы характеризуют часть стадий по морфологическим признакам, часть по признакам пигментации (Апштейн, Apstein [3], и следующие ему Гейнен, Heinen [16], Данневиг, Dannevig [9], Тарасов [43], Уольфорд, Walford [45]). Особо стоит классификация Роллефсена [35], разделившего все развитие икринки исследованных им видов (Gadus morhua и Hippoglossus hippoglossus) на 12 стадий, требующих равного времени для развития.

Обособление части стадий по морфологическим признакам, части — по пигментации, по нашему мнению, неприемлемо, вследствие вариабельности сроков появления пигментации у эмбриона (пигментация у некоторых рыб появляется только по выходе эмбриона из икринки). По той же причине неприемлема классификация стадий только по признакам пигментации эмбриона.

Обособление стадий по промежуткам времени, потребным для развития, также неправильно, вследствие того, что различные стадии развития имеют различную чувствительность по отношению к температуре. Снижение температуры, не понижающее скорости развития на некоторых стадиях, на других стадиях вызывает полную приостановку развития (Любицкая [27], Любицкая и Светлов, Ljubitzky a. Svetlov [28]. Шкала стадий, установленная по промежуткам времени, потребным для развития, окажется чрезвычайно вариабельной при колебаниях температуры, при которой происходит развитие, т. е. практически трудно применимой.

Поэтому целесообразно характеризовать стадии развития икринок только по морфологическим признакам. Соотношение номенклатуры стадий, принимаемой нами, и предшествующих авторов показано на табл. 1.

Применяемые нами стадии более или менее соответствуют периодам в развитии икринки, характеризующимся чередованием роста и дифференцировки. Стадия дробления (I стадия) охватывает первый период дифференцировки и роста[2]. На стадии зародышевой полоски (II стадия) формируются основные органы эмбриона: нервная трубка, глаза, сомиты и т. д. Это по преимуществу период дифференцировки. На стадии неоформившегося эмбриона (III стадия) преобладает рост, дифференцировавшихся на предшествующей стадии, зачатков. Наконец, на стадии оформившегося эмбриона (IV стадия) обычно происходит окончательная дифференцировка эмбриона: появляются пигментные клетки, развиваются железы, служащие для растворения оболочки икринки (Эггерт, Eggert [11], Бурден, Bourdin [5] и т. д.).

Принимаемое нами деление на стадии, конечно, является довольно

---

[2] Эта стадия могла бы быть подразделена на стадию собственно дробления (до морулы) и стадию обрастания.

грубым, и могли бы быть приняты более дробные категории. Это, однако, сильно осложнило бы количественную обработку сборов, снизив ее эффективность. Принимая четыре стадии (нулевая сосчитывается вместе с первой), мы ограничиваемся минимумом, потребным для установления мест концентраций и дрейфа икринок. При обработке количественных материалов особенно важно проследить самые ранние и самые поздние стадии. Отыскание первых стадий имеет значение для выяснения условий нереста и определения нерестилищ, так как нахождение стадии неоплодотворенной икры (нулевой) и стадии дробления (первой) указывает на непосредственную близость места икрометания. Четвертая стадия выделяется для того, чтобы по ней определить видовую принадлежность икринок, так как по ранним стадиям икру некоторых рыб определить невозможно. Разделение второй и третьей стадий позволяет уточнить представление о дрейфе икринок и также способствует определению видовой принадлежности икринок.

Фазы и стадии постэмбрионального развития принимаются нами в следующем объеме (рис. 3).

Фаза предличинки (рис. 3, *П*) характеризуется морфологически наличием желточного мешка и обычно не подразделяется на стадии. Реже приходится внутри этой фазы отличать только что выклюнувшихся предличинок (аналогично стадии I а в фазе икринки), характеризующихся пригнутой к поверхности желтка головой. Биологически эта фаза характеризуется отсутствием активного питания, и у только что выклюнувшихся предличинок иногда ротовое впячивание еще не соединяется с кишечником.[3]

Фаза личинки (larva) подразделяется на стадии: 1) неоформившейся личинки (larva I, или protopterygiolarva, рис. 3, *Л I*), характеризующейся морфологически наличием протоптеригия[4] — эмбриональной плавниковой складки, лишенной лучей,— и 2) оформившейся личинки (larva II, или pterygiolarva, рис. 3, *Л II*), характеризующейся наличием лучей в непарных (спинном и анальном) плавниках. Стадия неоформившейся личинки (protopterygiolarva) длится от момента окончания резорбции желтка до начала появления лучей в спинном и анальном плавниках. У многих видов она может быть названа стадией пассивно дрейфующей личинки. Стадия оформившейся личинки (pterygiolarva) длится от конца предыдущей стадии до конца метаморфоза (обычно до начала появления чешуи на боках тела). Это — стадия активно дрейфующей личинки.

Фаза малька, или молоди (juvenis, рис. 3, *М*), подразделяется на категории по возрасту. Молодь, имеющая возраст не свыше одного года, обычно называется мальком или мальком-сеголетком, представляя собой так называемую нулевую возрастную категорию («0-stage» западных авторов). Молодь старше одного года разбивается по возрасту на категории годовиков, двухгодовиков и т. д.[5]

У многих видов между стадиями оформившейся личинки и малька (молоди) вклинивается еще «переходная стадия», которую может быть

---

[3] Более старые предличинки сельдевых уже начинают заглатывать пищу, однако, как правило, активное питание начинается после окончания рассасывания желтка.

[4] Руль и Анжель (Roule et Angel [37]) называют эмбриональную плавниковую складку проптеригием (propterygium). Этот термин, однако, используется со времен Гегенбаура для обозначения переднего скелетного элемента грудного плавника низших рыб, вследствие чего мы заменяем его термином «протоптеригий».

[5] Номенклатура по возрастным категориям, естественно, не приложима к молоди рыб, имеющих длительный, долее года, ларвальный период развития, в частности к некоторым Apodes (Anguilla) и Luvaroidei (Luvarus, см. Руль [36]). Поскольку эти формы, однако, являются в данном отношении исключением, использование общей для всех остальных рыб номенклатуры вполне уместно.

Таблица 1

Классификация стадий развития икринки

Наша классификация	Апштейн, 1911; Тарасов, 1931, 1932	Dannevig, 1918	Buchanan-Wollaston, 1911[1]	Russel, 1926; Höglund, 1938	Bowman, 1921	Rollefsen, 1922	Rollefsen, 1935	Walford, 1939
0 — неоплодотворенная и неразвившаяся икринки	Unentwickelt, tot Неразвившаяся, мертвая		—	D (мертвые икринки)	—	—	—	I
IA, I — стадия дробления	Keimscheibe	Stadium I, germinative disc (before the formation of embryo)		Stadium 0	Stage α Эмбрион не сформировался	Стадии 1—9	Стадии 1—8	
II — стадия зародышевой полоски	Embryo jung	Stadium II, from the early pigmented embryo to well developed pigmentation	Stage 1	Stage 1/4	Stage β Эмбрион охватывает менее 1/2 диаметра желтка	Стадии 10—12	Стадии 9—10	II
III — стадия неоформившегося эмбриона	Embryo mit Pigment		Stage 2 and 3	Stage 1/2 Эмбрион охватывает от 1/2 до 3/4 окружности желтка Stage 3/4 С момента дифференцировки анального отверстия	Stage γ Эмбрион охватывает более 1/2 диаметра желтка	Стадии 13—14	Стадии 11—12	III (до появления характерных групп пигмента)
IV — стадия оформившегося эмбриона	Embryo mit pigmentiertem Auge	Stadium III, with pigment characteristic of the species	Stages 4 and 5	Stage 1	Stage δ Эмбрион охватывает весь желток	Стадии 15—16	—	IV

[1] Стадии характеризуются по пигментации и даны для дифференцирования икринок Bothus maximus и Trachinus draco.

Таблица 2

Классификация стадий постэмбрионального развития

Наша номенклатура (Our terminology)		Номенклатура предшествующих авторов									
Фаза (Phase)	Стадия (Stage)	Fage, 1918; Agassiz, 1877—1882; Иванов, 1937; Васнецов, 1934	Ehrenbaum, 1905—1909; Cunningham, 1896; Welsh a Breder, 1923—1924; Bigelow a. Welsh, 1925; Иванов, 1937	Kuntz, 1916, 1918; Hildebrandt, a. Cable, 1930, 1934	Stewart, 1927; Sanzo, 1935	Казанский, 1915, 1925; D'Ancona, Sanzo, Ranzi, 1931, 1932; Nakamura, 1936; Schnakenbeck, 1929	Mc Intosh. a. Prince, 1890; Mc Intosh a. Masterman, 1896; Holt, 1892, 1897—1899; Schmidt, 1901, 1905, 1907, 1908; Petersen, 1904, 1906, 1909; Расс, 1933; Халдинова, 1937; Перцева, 1939	Schmidt, 1909, 1913, 1916 (для Anguilla)	Grassi, 1913 * (для Apodes)	Roule et Angel, 1930	Thompson a. van Cleve, 1936 (для Hippoglossus)
Предличинка — Praelarva		Малек, Embryon, Larve, Alevin, Youngfish		Larval fish	Sac fry, Larva	Личинка; Larva, Larve	Личинка, Larval stage	Tiny larva (Praeleptocephaline stage)	Prèlarve	Prélarve vesiculée	Stage 1, Stage 2 } Larva
Личинка Larva	I—неоформившаяся личинка—Protopterygiolarva		Личинка, Larva, Larve		Fry, Esemplare		Малек, Postlarval stage			Prélarve	Stage 3, Stage 4
	II — оформившаяся личинка — Pterygiolarva			Joung fish				Larval stage (Leptocephalus)	Larve	Larve	Stage 5, Stage 6, Stage 7, Stage 8, Stage 9 (Postlarva, stages 3–12)
Малек, молодь Juvenis (sensu lato)	Переходная стадия (неоформившийся малек)					Малек, stadio postlarvale, Postlarva, Ubergangsstadium	Малек-сеголеток, Youngfish		Semilarve	Hemilarve, Larve avancée, Jeune alevin	Stage 10, Stage 11, Stage 12
	0 — сеголеток; I — годовик; II — двухгодовик и т. д.		Jungfisch, Youngfish			Малек, stadio Giovanile, Youngfish, Jungfisch	Молодь, Youngfish	Young-fish (Elver)		Alevin	Juvenil. Youngfish

* — fide D'Ancona (1932).

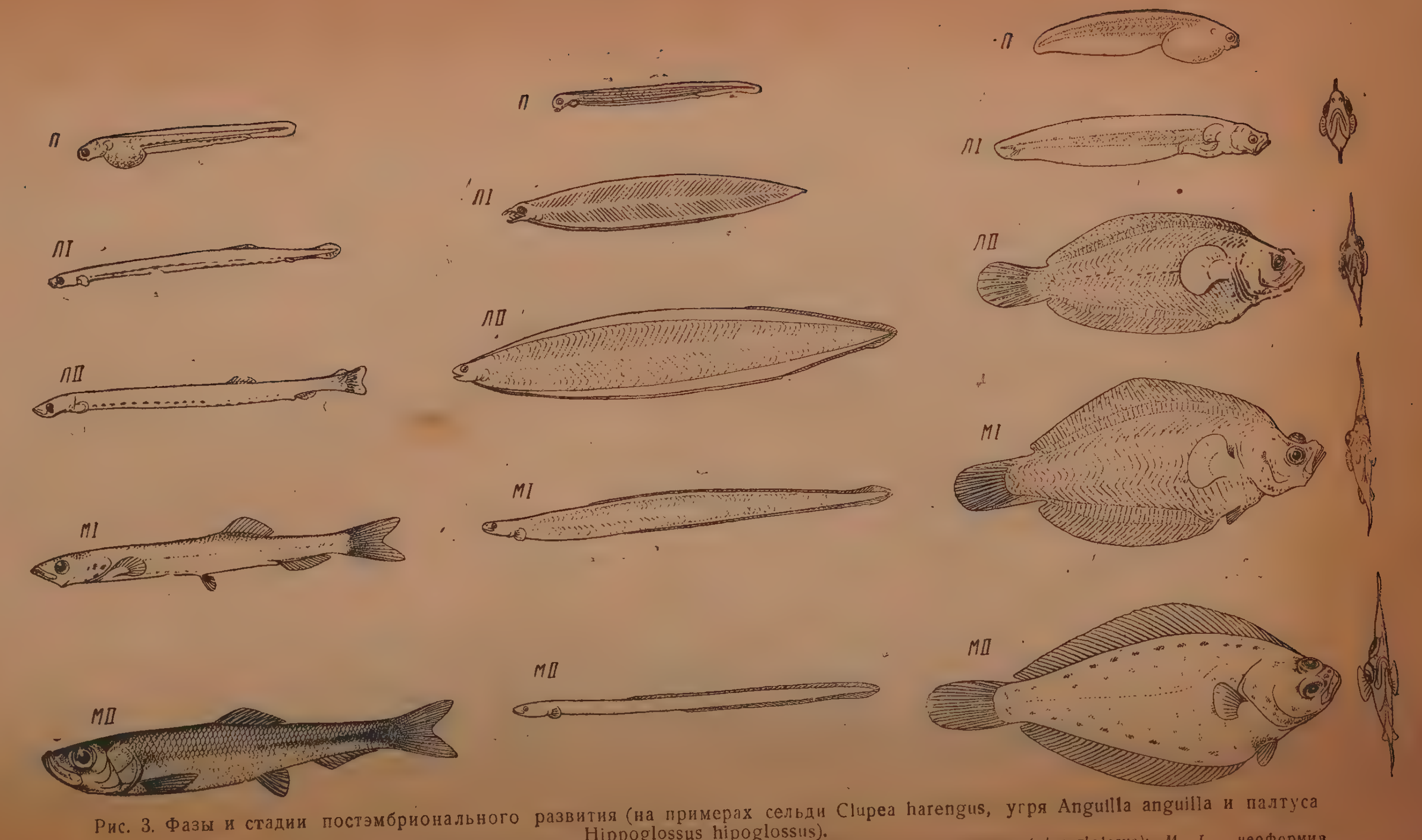


Рис. 3. Фазы и стадии постэмбрионального развития (на примерах сельди Clupea harengus, угря Anguilla anguilla и палтуса Hippoglossus hipoglossus).

П — предличинка (praelarva); *Л I* — неоформившаяся личинка (protopterygiolarva); *Л II* — оформившаяся личинка (pterygiolarva); *М I* — неоформившийся малек (переходная стадия — juvenis I sive praejuvenis); *М II* — малек (juvenis)

правильнее относить к фазе малька, поскольку процесс бурного морфогенеза к моменту наступления этой стадии в основном уже закончен и наступление ее означает начало периода роста. Переходная стадия (praejuvenis, рис. 3, *M I*) не всегда хорошо выражена. На этой стадии происходит быстрое превращение личинки в малька: у сельдей появляется серебристый пигмент на боках тела и относительная высота тела быстро возрастает, у трески появляется своеобразная шахматная пигментация и т. д. Биологически эта стадия нередко существенно отличается от стадии молоди: малек «переходной стадии» у трески, например, обычно держится у самого берега на песчаных грунтах, у сельди близ устьев рек, у сайды — близ берегов, в зоне водорослей, и т. д. Сформировавшиеся мальки-сеголетки («молодь») этих рыб предпочитают другие условия.

Соотношение принимаемой нами классификации и классификации предшествующих авторов показано на табл. 2.

Из табл. 2 видно чрезвычайное разнообразие номенклатур, употреблявшихся различными авторами, от полного отсутствия дифференцирования стадий постэмбрионального развития (Агассиц [1], Фаж, Fage [14]) до принятия 13 стадий (Томпсон и ван-Клеве [44]). Основным признакам, естественно разграничивающим различные стадии развития: наличию или отсутствию желточного мешка, протоптеригия (эмбриональной плавниковой складки), лучей в непарных плавниках, специфических «переходных» признаков и т. д.,— разными авторами придавалось различное значение, в зависимости от характера использованного материала, поскольку у различных форм отдельные стадии развития выражены с разной степенью четкости.

Поэтому только просмотр развития целого ряда форм позволяет установить общие большинству Teleostei ступени развития, в которых легко укладываются как случаи сокращенного и упрощенного развития (например у арктических Cyclopteridae), так и случаи сложного развития с рядом личиночных форм, описанных для Pleuronectidae, Apodes, Luvaridae (см., например, Керр, Kerr [22], Иванов [20], Руль [36]). Устанавливая общую для Teleostei номенклатуру стадий развития, мы вынуждены отбросить некоторые термины, дальнейшее употребление которых несомненно будет связано с продлением существовавшей нечеткости номенклатур. Необходимо вовсе отбросить термин «послеличиночная или постларвальная стадия» (postlarva), поскольку до сих пор он применялся большинством исследователей для обозначения личиночной стадии.

Введение терминов protopterygiolarva (неоформившаяся личинка) и pterygiolarva (оформившаяся личинка), отражающих основные внешние признаки (строение плавников) называемых ими стадий, может здесь помочь устранению имеющей до сих пор место номенклатурной путаницы.

Необходимо также отбросить термины «semilarva» и «hemilarva» (Граcси, Grassi [15], Руль и Анжель [37] — см. табл. 2), так как смысл этих терминов («полу-личинка») противоречит влагавшемуся в них понятию завершающей личиночной стадии. Мы заменяем эти термины новым, вводя соответствующее обозначение — praejuvenis (переходная стадия).

В развитии многих форм некоторые из различаемых нами стадий выражены неотчетливо или вовсе отсутствуют. Так, например, у арктических Eumicrotremus spinosus и Cyclopteropsis macalpini (Cyclopteridae), Careproctus reinhardti (Liparidae), Anarrhichas minor (Anarrhichadidae) и др. фазы предличинки и неоформившейся личинки в постэмбриональном развитии отсутствуют, так как проходятся внутри яйцевой оболочки. В этих случаях мы вправе говорить о выпадении стадий

развития или неполноте цикла развития, в чем убеждает сравнение с близкими формами, в онтогенезе которых эти фазы выражены (в приведенных примерах — с Cyclopterus lumpus, Liparis liparis, Anarrhichas lupus) [6]. Тот факт, что далеко не все виды имеют столь резко отличные от взрослых личиночные формы, как камбаловые, угревые, Luvaridae, также не меняют существа дела. Различимые нами градации характеризуют полный цикл развития рыбы, и отдельные его стадии могут у различных видов отсутствовать или быть недостаточно выражены.

Выводы

1. В онтогенезе костистых рыб (Teleostei) различимы морфологически и физиологически четыре основные фазы (или этапы) развития (рис. 1): 1) икринки или яйца (ovum), 2) предличинки или личинки с желточным мешком (praelarva), 3) личинки (larva) и 4) малька или молоди (juvenis).

2. Фазы развития подразделяются на стадии.

В фазе икринки (эмбриональное развитие) различимы четыре стадии (рис. 2): I — дробления и обрастания, II — зародышевой полоски, III — неоформившегося эмбриона и IV — оформившегося эмбриона.

В фазе предличинки обычно трудно выделить стадии.

В фазе личинки различимы две стадии (рис. 3): I — неоформившейся личинки (larva I sive protopterygiolarva) с эмбриональными непарными плавниками и II — оформившейся личинки (larva II sive pterygiolarva), имеющей в непарных плавниках сформировавшиеся лучи.

В фазе малька различимы две стадии (рис. 3): I — переходная (praejuvenis) и II — стадия оформившегося малька (сеголетка, годовика и т. д. — juvenis s. str.).

3. В целях унифицирования для всех костистых рыб номенклатуры фаз и стадий онтогенеза необходимо исключить из употребления термины: постларвальная стадия (postlarval stage) и полуличиночная стадия (semilarva и hemilarva).

Литература

1. Agassiz A., Proc. Amer. Acad. Arts a. Sci., XIII, XIV, XVII, 1877, 1879, 1882.—2. D'Ancona U., Sanzo L., Sparta A., Ranzi S., Bertolini F., Montalenti G., Fauna e Flora del Golfo di Napoli, Monografia 38, 1931—1933.—3. Apstein C., Mitt. Deutsch. Seefischereivereins, XXV, 1909.—4. Bigelow H. a. Welsh W., Bull. U. S. Bureau Fish., XI, 1925.—5. Bourdin J., C. R. Soc. Biol., Paris, 95, 1926.—6. Bowman A., Sci. Invest. Fish. Board f. Scotl., No. 11, 1921.—7. Buchanan-Wollaston H., Intern. Invest. Mar. Biol. Ass., III, 1911.—8. Cunningham J., The natural history of marketable marine fishes of the British Isles, London, 1896.—9. Dannevig A., Canad. Fish. Exped. 1914—15, 1918; См. также Rep. Norw. Fish. a. Mar. Invest., III (8), 1919.—10. Devold F., Forh. Kong. Norsk. Vidensk. Selskab, VIII, 1936.—11. Eggert B., Zeitschr. f. Morph. u. Okol. d. Tiere, 24, 1932.—12. Ehrenbaum E., Nord. Plancton, IV, X, 1905, 1909.—13. Ежиков И., Сборник, памяти А. Н. Северцова, т. I, 1939.—14. Fage L., Shore Fishes Rep. Dan. Oceanogr. Exp. 1908—10, No. 4, vol. II, A3, 1918.—15. Grassi B., Monogr. Comit. Talassogr. Ital., 1913.—16. Heinen A., Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel (N. F.), XIV, 1912.—17. Hildebrand S. a. Cable L., Bull. Bureau Fish., XLVI, 1930; см. также XLVIII, 1934.—18. Höglund N., Svenska Hydrogr. Biol. Komm. Skrifter, N. S., Biol., II, 1938.—19. Holt E., Sci. Trans. Roy. Dublin Soc., S. 2, IV, V. 1891, 1893; см. также Journ. Mar. Biol. Ass. (N. S.), 5, 1897—1899.—20. Иванов П., Общая и сравнительная эмбриология, 1937.—21. Казанский В., Тр. Астр. научн. рыбохоз. ст. III (7), 1915; см. также у (3), 1925.—22. Kerr J., Textbook of Embryology, vol. II, Vertebrata, London, 1919.—23. Халдинова Н., Зоологический журнал, XV (2), 1936.—24. Kuntz A., Bull. US Bureau Fish., XXXIII, 1914; см. также XXXIV, 1915.—25. Kuntz A., a. Radcliff L., Bull. US Bureau

---

[6] В этих случаях иногда выходящая из яйца оформившаяся личинка имеет еще в кишечнике остатки желтка. Правильнее относить ее к стадии, соответствующей развитию более поздних признаков, т. е. к стадии оформившейся личинки, поскольку физиологически и морфологически она, конечно, стоит ближе к этой последней, чем к стадии предличинки.

Fish., XXXV, 1918.—26. K y l e H., The Biology of Fishes, N. Y., 1926.—27. Л ю б и ц к а я A., Тр. Лаб. эксп. зоол. и морф., III, 1934.—28. L j u b i t z k y A., S v e t l o v P., Biol. Zentralblatt, 54, 1934.—29. M c I n t o s h W. a. M a s t e r m a n A., The Life History of the British Marine Food-Fishes, London, 1897.—30. M c I n t o s h W. a. P r i n c e E., Trans. Roy. Soc. Edinbourgh, XXXV, 1890.—31. N a k a m u r a S., Journ. Imp. Fish. Inst., XXXI(2), 1936.—32. П е р ц е в а Т., Труды ВНИРО, IV, 1939.—33. P e t e r s e n C., Meddelels. Komm. Havundersog., a. Fiskeri, I (1), II (1), III (1), 1904, 1906, 1909.—34. Р а с с Т., Инструкции Гос. океанограф. ин-т, сект. ихтиологии, 1933.—35. R o l l e f s e n G., Journ. du Cons., VII (3), 1932; см. также Forh, Kong. Norsk. Vid. Selskabs, VII, 1934.—36. R o u l e L., Ann. Inst. Oceanogr., N. S., I (IV), 1924; см. также Revue Scientif., Paris, 1932.—37. R o u l e L. et A n g e l F. Résult. Camp. Sci. de Prince de Monaco, LXXIX, 1930,—38. R u s s e l l F., Journ. Mar. Biol. Ass. Plymouth, 14, 1926.—39. S a n z o L., Monographia 2 del Comit, Talassogr. Ital., 1935.—40. S c h m i d t Johs., Medd. Komm. Havund., Fisk., I (3), 1904; см. также I (8), 1905; II (4), 1906, IV (2), 1913; V (4), 1916.—41. S c h n a c k e n b e c k W., Ber. Deutsch. Wiss. Komm. Meeresforsch., N. F., IV (4), 1928; см. также V (2), 1929.—42. S e w e r t z o f f A., Jen. Zeitschr., 63, 1927.—43. Т а р а с о в Н., Тр, Инст. по изуч. Севера, 48, 1931; см. также Сб. научно-пром. работ на Мурмане, 1932.—44. T h o m p s o n W. a. v a n C l e v e R. Rep. Intern. Fish. Komm., No 9, 1939.—45. W a l f o r d L., Bull. Bureau Fish, XLIX, 1938.—46. В а с н е ц о в В., Тр. Лаб. эвол. морф. АН, II (1), 1934.—47. W e l s h W. a B r e d e r C., Bull. US Bureau Fish., XXXIX, 1923—24.

PHASES AND STAGES IN THE ONTOGENESIS OF TELEOSTEAN FISHES

THEODOR S. RASS

Institute of Marine Fisheries and Oceanography, Moscow

Summary

A great diversity is observed in the nomenclature of the stages of development of fishes, used by different authors. We have revised this nomenclature (Tables 1 and 2). Two categories of gradations of development are established, viz. phases and stages. The first embraces the essentially different periods of ontogenesis, while the second includes smaller subdivisions.

Four main phases of development are distinguished (Fig. 1); 1) the egg (ovum — И), 2) the praelarva or larva with a yolk-sac (praelarva — П), 3) the larva (larva I and II — Л I a. Л II), and 4) the fry or youngfish (juvenis — M). The phase of the egg needs no special description. The phase of praelarva is characterized by the presence of a yolk-sac. The larval phase lasts from the moment of the complete resorption of the yolk till the end of the metamorphosis, usually corresponding to the appearance of scales on the sides of the body or the assuming of an outline (habitus) resembling that of the adults of the species. The phase of fry, or young fish, begins with the completion of the metamorphosis and lasts till sexual maturity is reached.

These gradations correspond more or less to the natural periods of development. The phases of development are subdivided into stages. In the phase of the egg (ovum) we distinguish four stages of embryonal development and a 0-stage (representing undeveloped, dead or unfertilized eggs). First comes the stage of cleavage, which lasts to the end of the formation of the germ disk (Fig. 2—I). The second stage — that of the embryonic shield (Fig. 2—II) lasts from the beginning of the formation of the embryonal shield till the moment of the segregation of the tail-bud. The third stage—that of the early embryo (Fig. 2—III) lasts from the moment of the segregation of the tail-bud till the moment when the embryo encircles (or is able to encircle) the whole yolk. The fourth stage — the stage of the late embryo (Fig. 2—IV)— begins when the embryo encircles

the whole yolk and ends with the hatching of the praelarva. Usually at the fourth stage the eyes are fully pigmented.

These stages correspond more or less to the natural periods of development of the fish egg, which are characterized by alternating processes of growth and differentiation. The phases and stages of postembryonal development are established as follows (Fig. 3).

The phase of praelarva (praelarva — Fig. 3 — П) is characterized by the presence of a yolk-sac and is not usually subdivided into stages.

The phase of larva embraces the following stages: 1) early larva (larva I, or protopterygiolarva, Fig. 3 — Л I), characterized by the presence of a protopterygium — embryonal fin-fold devoid of rays, and 2) late larva (larva II, or pterygiolarva, Fig. 3 — Л II), characterized by the presence of rays in the unpaired fins, dorsal and anal.

The juvenile phase consists in many species of a «transitory stage» (praejuvenis — Fig. 3 — М I) wedged between the stages of pterygiolarva (late larva) and young-fish or fry. During this transitory stage the larvae are rapidly transformed into fry. The fry stage (juvenis s. str. — Fig. 3 — М) is subdivided into categories according to age: the young less than a year old represent the 0-stage, from one year to two-yearlings etc.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ КАРПОВЫХ

Д. К. ТРЕТЬЯКОВ
Зоологический институт Академии Наук УССР

Семейство карповых рыб обладает исключительным богатством форм, объединяя около 200 родов и более 1000 видов. Вопрос о том, какие из них наиболее примитивны, как следует располагать их согласно эволюционной последовательности, остается дискуссионным. Обычно учитываемые систематиками признаки, чисто внешние, послужили основанием для группировки видов, предложенной в 1868 г. Гюнтером (Günther [7]). Включение им в одну группу сазана с тремя рядами глоточных зубов и карася с одним рядом их раскрывало недостаточную обоснованность группировки.

Гейнке (Heincke) и другие ихтиологи, принимая во внимание глоточные зубы, сочли три ряда их признаком наибольшей примитивности. Но сравнение карповых с коньковыми (Catostomidae) привело впоследствии к мысли о большей примитивности однорядности глоточных зубов. Первое место в последовательном ряду карповых заняла плотва, сазан же и карась оказались у конца ряда.

Изучая вместе с внешними особенностями и числом рядов глоточных зубов еще отношения черепных сейсмо-сенсорных каналов, число и формы глазничных костей, особенности формирования височной впадины и кожно-клиноушной кости (dermosphenoticum), я пришел к взглядам на группировку карповых рыб, отличным от распространенных в настоящее время среди ихтиологов.

Значение височной впадины в рельефе поверхности черепа отмечал уже Загемель (Sagemehl) в 1891 г. Видовым особенностям ее формирования в связи с развитием прикрепляющегося в ней покрышечного мускула (m. dilatator operculi) я посвятил замечания в «Очерках по филогении рыб» (1944).

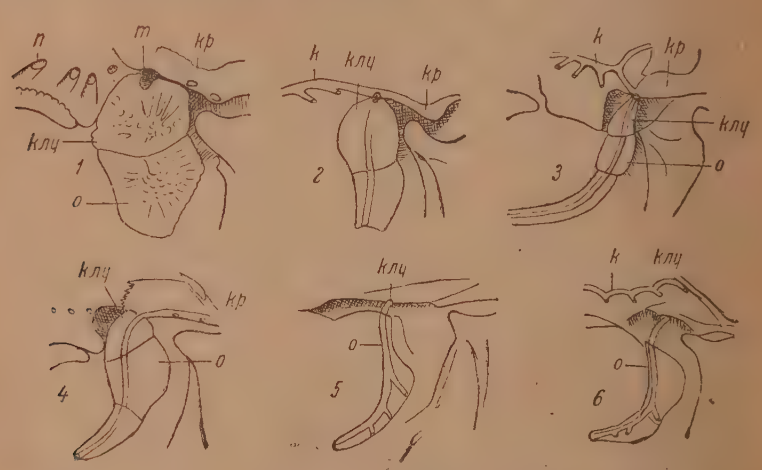
Нужно признать, что ихтиологи-систематики обращали мало внимания на глазничные кости. Кости эти тонки, включены в кожу, сохранение их на мацерированном черепе требует весьма осторожной препаровки. У сазана (Cyprinus) они сформированы весьма равномерно. Из шести таких костей самая передняя носит название предглазничной. Обычно она широкая, иногда же бывает и удлиненной. Четвертая кость, лежащая за глазницей, у других видов весьма изменчива и может быть редуцирована до состояния небольшой трубочки. Еще чаще такому метаморфозу подвергается пятая кость, называемая кожно-клиноушной (в дальнейшем я ее обозначаю «кк-ушная»). Изменения этих двух костей способны дать некоторые указания на филогенетические отношения между карповыми.

По строению черепа сазан остается достаточно близким к лучеперым рыбам из вымершего семейства ацентрофоровых отряда амиеобразных. Они же еще несущественно отличаются от харациновидных, примитивность которых сравнительно с карповидными общепризнана. Ее подтверждает сходство надглазничного канала в черепе харацино-

видных, большинства карповидных и малька амии. Сазан в том же отношении обнаруживает сходство с взрослой амией.

Это дает основание считать сазана наиболее примитивным среди карповидных; очевидно, и трехрядность его глоточных зубов приходится отнести к примитивным признакам. Так же нужно судить о массивных широких глазничных костях сазана. Полукольцо их включает в себя не менее массивную и широкую кк-ушную кость (см. рис., *1, клу*). Имея приблизительно ромбическую форму, она своим передним нижним углом вклинивается между соседними, достигая края орбиты. Кк-ушная кость у сазана покрывает всю височную впадину.

Встреча в кк-ушной кости трех каналов — над-, под- и заднеглазничного — служит у большинства рыб признаком данной кости. У сазана такая встреча происходит в коротком желобке (см. рис., *1, т*) около верхнего края кости. Ответвляясь от подглазничного, заднеглазничный канал поднимается немного вверх, пересекает шов, загибается над ним и принимает в крылоушной кости горизонтальное положение. Таким образом, у сазана место встречи трех указанных каналов смещено к верхнему краю кк-ушной кости и лишено наружной костной стенки. Гомология данной кости с кк-ушной остается все же несомненной в силу сходной топографии.



Отношения клиноушной кости к задней глазничной и крылоушной костям у карповых:
1 — Cyprinus, 2 — Carassius, 3 — Barbus, 4 — Squalius, 5 — Pelecus, 6 — Rutilus
Общие обозначения; *к* — валик надглазничного сейсмо-сенсорного канала, *клу* — клиноушная, *кр* — крылоушная кости, *п* — пора внешнего канальца надглазничного канала, *о* — задняя глазничная кость, *т* — место встречи над-, под- и заднеглазничного каналов в желобке клиноушной кости

Еще одним признаком черепа сазана оказывается теменная ветвь надглазничного канала. Составляя его непосредственное продолжение, теменная ветвь переходит из лобной кости в теменную, достигая почти ее центра. Медиальная же ветвь того же канала выражена не хуже, чем у харациновидных.

Указанные признаки повторяются отчасти в черепе усача (Barbus). Медиальная ветвь у него однако редуцирована до простой поры, открывающейся с медиальной стороны канала; все прочие поры зияют латерально от него. Теменная ветвь, изгибаясь дугой, переходит в теменную кость и открывается порой сейчас же за передним швом кости; по сравнению с той же ветвью у сазана — она очень укорочена. Кк-ушная кость почти (см. рис., *3, клу*) треугольна. Прилегая своей суженной верхушкой к крылоушной, она оставляет без костного по-

крытия передний и задний участки височной впадины. Место встречи трех каналов уже смещено в крылоушную кость, но остается над верхним концом кк-ушной.

Сазан и усач, имея трехрядные глоточные зубы, теменную ветвь, не доходящую до валика надвисочного комиссурального канала, являются представителями наиболее примитивной группы родов карповых. У большинства из них надглазничный канал сообщается с подглазничным не в кк-ушной, а в крылоушной кости.

В описаниях дальневосточного усача (Hemibarbus labeo Pallas) отмечали расширенные черепные каналы. По моим наблюдениям, особенно широким стал подъязычно-челюстной канал. Он имеет вид широкого трехгранного в поперечном разрезе синуса с плоской наружной костной стенкой. Прочие черепные каналы сохраняют цилиндрическую форму, а их валики весьма заметно выступают на поверхности костей. Глазничные же кости под глазом сужены до ширины канала, более широки они за глазницей. Нижний участок кк-ушной кости имеет форму низкого треугольника, верхушка которого вытянута в трубочку, направленную к крылоушной кости.

Глазничные кости у храмули (Varicorhinus capoeta Güld.) менее сужены, зато кк-ушная приобрела форму узкого прямоугольника. Она не закрывает всей височной впадины. Теменная ветвь достигает почти центра теменной кости.

По трехрядности глоточных зубов, по соединению надглазничного канала с подглазничным монгольский краснопер (Culter mongolicus Basilevsky) примыкает к сазану и усачу, но четвертая глазничная и кк-ушная кости у него в значительной степени редуцированы. Так, третья глазничная у́же, чем вторая, четвертая же приняла вид трубочки с еле заметной каемочкой на заднем крае. Кк-ушная кость превращена в столь же короткую трубочку с гладкой стенкой. Своим верхним концом она примыкает к крылоушной и передает в нее подглазничный канал, сейчас же в ней разделяющийся на направленный вперед в лобную кость надглазничный и на проходящий назад в крылоушной кости заднеглазничный каналы. Теменной ветви у надглазничного канала нет.

Она имеется у амурской опсарихтис (Opsarichthys uncirostris amurensis Berg) и составляет задний участок надглазничного канала. Сообщение же последнего с подглазничным прервано. Кк-ушная кость у этой рыбы имеет форму низкого треугольника. По его переднему закругленному краю проходит подглазничный канал в своей костной стенке. Над верхним углом кости эта стенка прерывается, канал же переходит в кожу и продолжается в ней, окруженный одной фиброзной стенкой. Он достигает крылоушной кости и выступает в нее. Височная впадина лишь в незначительной мере прикрыта над своим нижним краем кк-ушной костью.

Так проявляется изменчивость задних глазничных костей у карповых с тремя рядами глоточных зубов. Недалеко от сазана отклонился в формировке задних глазничных костей голавль, принадлежащий к группе карповых рыб с двумя рядами глоточных зубов. У него кк-ушная кость (см. рис., *4, клу*) — широкая, но не высокая треугольная пластинка с гладкой наружной поверхностью. Встречи трех каналов в ней не происходит. Она прикрывает нижний участок височной впадины лишь в незначительной мере. Серединой своего заднего края эта кость примыкает к несколько выступающему в сторону и вперед передненижнему углу крылоушной кости. Заметная иногда, прерывающаяся горизонтальная бороздка на кк-ушной кости выдает ее комплексный характер. Она, повидимому, состоит из сросшихся одна с

другой четвертой глазничной и кк-ушной. Компенсаторно сильно разрослась третья глазничная кость в вышину и в ширину.

Теменная ветвь длиннее, чем у карповых первой группы, она доходит до поперечного валика на заднем крае теменной кости, заключающего в себе надвисочный комиссуральный канал. Рядом с передним краем валика теменная ветвь оканчивается загнутым вниз, параллельным с валиком участком.

Для остальных изученных карповых, с двумя рядами глоточных зубов и входящих в состав второй группы, характерной особенностью является превращение кк-ушной кости в трубочку. Четвертая глазничная кость может быть также трубчатой или она отсутствует. Сообщения подглазничного канала с надглазничным нет, теменная ветвь в большинстве случаев удлинена и может достигать надвисочного канала. Оканчиваясь перед ним, теменная ветвь обычно не загибается в сторону. Замечаются различные вариации сформирования четвертой глазничной и кк-ушной. У ельца первая кость отсутствует, вторая же имеется в виде костных трубочек. У язя обе кости могут отсутствовать. Красноперка обычно сохраняет обе трубочки, но кк-ушная прирастает большей частью к крылоушной, удлиняя ее передненижний угол. Такие же косточки, но изолированные одна от другой, свойственны уклейке, но их может и не быть; крылоушная отделена широким кожным промежутком от четвертой глазничной. У быстрянки в коже височной впадины заметна лишь одна трубчатая, повидимому, судя по положению, четвертая глазничная.

Густера обладает тремя глазничными пластинчатыми костями средней ширины. В коже височной впадины бывают одна или две очень тонкостенные костные трубочки. Их можно считать рудиментами четвертой глазничной и кк-ушной костей. Теменная ветвь длинная, но все же не достигающая валика надвисочного канала. Ее задний конец загибается немного вниз.

Гольян отличается весьма суженными глазничными костями; их пластинки, несущие трубочки к костной стенке, окружающей подглазничный канал, почти незаметны. Стенка трубочек нежна и хрупка. Среди трубочек можно различить лежащую непосредственно под крылоушной костью кк-ушную. Теменная ветвь надглазничного канала, не соединяющегося с подглазничным, укорочена.

Среди жерехов у амурского (краснопер, Pseudoaspius leptocephalus Pallas), кроме трех пластинчатых глазничных костей средней ширины, имеется в коже костная трубочка, рудимент четвертой глазничной или кк-ушной кости. Надглазничный канал, лишенный теменной ветви, укорочен и не заходит в теменную кость. У европейского жереха (Aspius aspius) остались лишь пластинчатые первая, вторая и третья глазничные кости, из них весьма широка третья. Ни четвертой кости, ни кк-ушной обычно нет, но иногда встречается последняя кость в виде узкой изогнутой пластинки с едва выступающей стенкой подглазничного канала. Верхним концом пластинка вклинивается в нижнепередний угол крылоушной кости и плотно соединена швом с последней.

У чехони третья глазничная кость (см. рис., *5, о*) широка лишь в своей нижней половине. Верхняя ее часть суживается по направлению к верхнему концу почти до ширины трубки проходящего на ней подглазничного канала. Над ней, в коже суженной, но углубленной височной впадины, помещается, немного отклоняясь назад, короткая, слегка сплющенная костная трубочка, примыкающая к крылоушной кости. По своему положению она может быть гомологичной кк-ушной кости. Возможно, что верхняя суживающаяся часть третьей глазничной является приросшей к ней четвертой глазничной.

Пескарь обращает на себя внимание своей крайне варьирующей системой каналов надглазничного и подглазничного (Третьяков [5]). За весьма удлиненной предглазничной костью у него следуют суженные первая, вторая, третья; обычно приросшая к последней четвертая превращена в длинную трубочку, равно как и загибающаяся дугой назад кк-ушная. Подглазничный канал сообщается с надглазничным, который продолжается в теменную ветвь, не достигающую надвисочной комиссуры и оканчивающуюся около центра теменной кости. Иногда она отсутствует, иногда прерывается сообщение указанных каналов. Эти вариации могут появляться несимметрично у одного и того же пескаря.

В третьей группе карповых, сохраняющих лишь один ряд глоточных костей, наиболее примитивные отношения отмечаются у карася. Формы и относительные размеры его глазничных костей почти такие же, как у сазана. Почти овальная кк-ушная кость (см. рис., *2, клу*) закрывает височную впадину вполне. Однако встреча каналов происходит не в ней, а в крылоушной кости, в которой подглазничный канал соединяется с заднеглазничным и надглазничным. Теменная ветвь последнего короткая, она едва проникает в теменную кость и оканчивается, как у усача, сейчас же за передним швом указанной кости.

Четвертая глазничная кость у леща отчасти редуцирована. Она имеет вид низкой треугольной пластинки, покрывающей небольшой нижний участок височной впадины. Над нею в кожу, покрывающую височную впадину, включена костная трубочка. Ее можно считать рудиментом кк-ушной кости. Между ее верхним концом и передненижним углом крылоушной остается кожный промежуток. В нем подъязычно-челюстной канал проходит в фиброзной, а не в костной стенке. Кк-ушная кость у леща исчезла. Изолированно от подглазничного канала проходит из лобной кости в теменную теменная ветвь надглазничного канала, составляя его непосредственное продолжение. Она оканчивается загнутым вниз участком у переднего края валика надвисочной комиссуры.

Суженные глазничные кости горчака заключают в себе подглазничный канал, иногда прерывающийся на третьей из них. В кожу височной впадины обычно включена одна трубчатая кость, не доходящая до крылоушной. Возможно, что она представляет собой четвертую глазничную, а кк-ушная отсутствует. Теменная ветвь короткая. Соединения подглазничного канала с надглазничным нет.

У рыбца и подуста четвертая глазничная и кк-ушная кости стали короткими трубочками, включенными в кожу височной впадины над третьей глазничной костью. Но вариации их весьма нередки. У рыбца чаще всего имеются обе трубочки, у подуста иногда нет кк-ушной. Теменная ветвь доходит до валика надвисочного канала и нередко впадает в последний. Четвертая глазничная у подуста может сопровождаться по переднему краю трубки узкой костной оторочкой.

У плотвы четвертая глазничная и кк-ушная также превращены в костные трубочки, последняя кость часто отсутствует, первая же иногда прирастает к третьей глазничной. Теменная ветвь у трех последних рыб длинная, бывают случаи присоединения ее к височному каналу; особенно это касается воблы (Третьяков) и тарани.

К третьей же группе в силу однорядности глоточных зубов нужно отнести дальневосточную псевдоразбору (Pseudorasbora parva Schlegel). Она специализирована больше предшествующих, поскольку сохраняет в форме пластинок лишь две глазничных кости. Но так как вторая из них значительно удлинена, возникает предположение, что она соответствует сросшимся второй и третьей глазничным костям других

карповых. Далее следует прямая трубчатая четвертая глазничная. Еще выше, в кожу височной впадины включена также трубчатая, но слегка изогнутая кк-ушная. Подглазничный канал, как и у предшествующих не соединяется с надглазничным, теменной ветви нет. Задний конец укороченного таким образом надглазничного канала приходится как раз над передненижним углом крылоушной кости.

В трех рассмотренных группах карповых рыб наиболее примитивными являются формы, сохраняющие широкие и мало отличные по своей длине (вышине) глазничные кости,— сазан, голавль, карась. В каждой группе следующие за ним формы распределяются в зависимости от редукции глазничных и кк-ушной костей. В характере редукции замечается известный параллелизм, но далеко не тождество.

Сазан, карась — вялые, придонные рыбы; у них височная впадина больше всего закрыта глазничными костями и кк-ушной. У лучше их плавающего голавля последняя кость уже суживается, поверхность прикрепляющегося в височной впадине мускула жаберной крышки менее стеснена костным покровом. Максимально освобождена от стеснений она у рыб, снабженных палочковидными кк-ушной и четвертой глазничной костями. Вместе с их редукцией удлинялась теменная ветвь надглазничного канала. В предельном состоянии удлинения она иногда сливалась с надвисочным каналом. Такие эволюционные изменения происходили в каждой группе самостоятельно. В известной степени такие изменения зависели от возрастания свободы движений жаберной крышки. Хищный, подвижный жерех почти совершенно освободился от кк-ушной кости. У таких неутомимых борцов с течением, как уклейки, та же кость развита минимально. Можно признать, что свобода движений жаберной крышки коррелятивно связана с характером движений тела при плавании.

В другом месте (Третьяков [5]) я уже имел случай указать на из ряда вон выходящую особенность линя. Его черепные каналы и костные трубки их обособлены от черепных костей, проходят в глубоком кожном слое, лишь местами и непрочно прирастая к черепным костям. Так проходит над лобной и теменной костями теменная ветвь надглазничного канала. Соединения этого канала с подглазничным нет. Кк-ушная кость приобрела вид трубочки. Все эти особенности могли бы дать право отнести линя к третьей группе, но выделение каналов из черепных костей, перемещение их в кожу заставляет рассматривать линя как особо специализированную форму, как представителя четвертой группы карповых, близко родственной коньковым (Catostomidae), у которых костные трубочки черепных каналов также изолированы от черепных костей.

Группировку Гюнтера, основанную исключительно на экстерьере рыб, нельзя признать имеющей филогенетический смысл. Но я не имею оснований утверждать, что всех карповых можно вместить в рамки указанных мной четырех групп. Решить такой вопрос возможно лишь после исследования представителей всех родов карповых.

Тем не менее обследованный мною морфологический материал говорит решительно против принятого в последнее время порядка систематической последовательности карповых. Признавая коньковых наиболее примитивными, ряд авторов производил от них карповых и считал (Берг) последних выходцами из Северной Америки. Между тем коньковые явно тяготеют к холодным водам Америки и Дальнего Востока Азии, карповые же нашли свой расцвет в сравнительно теплых водоемах обширной центральной области Старого света. Тяготение к теплым, хорошо прогреваемым солнцем, водоемам обнаруживают и сейчас сазаны, усачи, лещи, относимые мною к примитивным

формам. Переход холодноводных коньковых к тепловодным карповым представляется мало вероятным.

Указанные основания дают право вернуться к представлению Гейнке, считавшего наиболее примитивными карповых с трехрядными глоточными зубами. Он имел возможность заметить у леща один зуб наружного ряда. В пользу такого же взгляда высказался такой авторитет, как Риген (1905—1908). Солидное подтверждение ему дало исследование онтогенеза глоточных зубов у представителей различных групп карповых, сообщенное В. В. Васнецовым [3]. Последний открыл у мальков леща и вьюна зачаточные зубы первого поколения, принадлежащие наружному ряду, и видит в них доказательство примитивности трехрядных зубов. В. В. Васнецов приводит подобное же мнение китайского ихтиолога Ху (Chu [6]). Упомянутые без подобных указаний в книге Е. К. Суворова [4] случаи зубов четвертого ряда у усачей могут служить еще более прямым доказательством примитивности группы сазана и усача.

Литература

1. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. I, 1932.— 2. Берг Л. С., Фауна СССР, Рыбы, т. III, вып. 1, 2, 1912—1933.—3. Васнецов В. В., Сборник памяти акад. А. Н. Северцова, 1939.—4. Суворов Е. К., Общая ихтиология, изд. Ленингр. ун-та, 1940.—5. Третьяков Д. К., Очерки по филогении рыб, АН УССР, 1944.—6. Chu Y. T., Biol. Bull. of St. John's University, No. 2, Shanghai, 1935.—7. Günther A., Catal. fish. Brit. Mus., VII, 1868.—8. Heincke F., Festschrift z. 70. Geburtstag R. Leuckarts, 1892.

SYSTEMATIC GROUPS OF CYPRINIDAE

D. K. TRETIAKOV

Zoological Institute of the Ukrainian Academy of Sciences

Summary

The morphological peculiarities of the orbital and the sphenoticum bones, the contours of the temporal cavity, the length and situation of the parietal branch of the supra-orbitale seismo-sensory canal, its connection with the infra-orbital canal and the correlations of these characters with the number of rows of the pharyngeal teeth have been studied in the Cyprinidae with the purpose of throwing light on the directions of the evolution of these fishes. Four groups are clearly indicated in connection with the various degrees of the regressive development of the sphenoticum bone, the length of the temporal branch, the preservation or loss of the connection between the supra-and infra-orbital canals.

To the first group belong the Cyprinidae possessing three rows of pharyngeal teeth: Cyprinus, Barbus, Opsarychthys; to the second those with two rows of pharyngeal teeth: Squalius, Leuciscus, Scardinius, Alburnus, Blicca, Phoxinus, Pseudaspius, Aspius, Pelecus, Gobio; to the third those with one row of teeth: Carassius, Abramis, Rhodeus, Vimba, Chondrostoma, Rutilus, Pseudorasbora.

The fishes possessing the broadest sphenoticum and posterior orbital bones (Cyprinus, Squalius, Carassius) are the most primitive in respect of other characters also, they are the nearest of all to the common original form of the Cyprinidae family.

The fourth group is composed by Tinca, possessing seismo-sensory canals, which have become partly separated together with their osseous wall from the cranial bones and transferred into the skin. This characteristic is, as

it is known, encountered also in the fishes of the family Catostomidae; it is correlated with other characters showing the regressive condition of the sphenoticum and orbital bones and stands in contradiction with the acknowledgement of the Catostomidae to be more primitive than the Cyprinidae. Accordingly the Catostomidae are not the ancestors of the Cyprinidae. It seems more probable that the first have originated from Cyprinidae of the Tinca type.

The functional foundation of the described changes may be sought in the increasing freedom of motion of the operculum in the more motile Cyprinidae, which induced also a protraction of the temporal cavity.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

К ИЗУЧЕНИЮ ЛИНЬКИ У НАСТОЯЩИХ ОЛЕНЕЙ

В. И. ЦАЛКИН

Зоологический музей Московского государственного университета

Как известно, смена волосяного покрова происходит у настоящих оленей два раза в году: весной, когда довольно густой и длинный зимний мех сбрасывается, заменяясь более коротким и редким летним мехом, и осенью, когда летний мех вновь заменяется зимним.

Сведения о линьке оленей, рассеянные в многочисленной русской и, в особенности, иностранной литературе, носят весьма отрывочный характер и ограничиваются общими указаниями на сроки начала и конца ее. Так, весенняя линька оленей в Западной Европе, по данным Ресфельда, Кисслинга, Бенинде и других авторов, протекает в апреле и мае месяцах. В июне животные уже находятся в полном летнем наряде, который сменяется зимним в августе — сентябре. Н. А. Туркин и К. А. Сатунин пишут, что у кавказских оленей весенняя линька происходит в апреле и заканчивается в мае, т. е. в те же сроки, что и у оленей Западной Европы. По сведениям М. Котовщиковой, весенняя линька у крымского оленя также заканчивается в мае, а осенняя приблизительно к середине или концу ноября. Д. К. Соловьев отмечает, что у маралов в Саянах весенняя линька начинается в апреле и происходит до конца мая. О маралах в оленеводческих хозяйствах Алтая П. В. Митюшев пишет, что весенняя линька у них идет в течение апреля и к началу мая уже приходит к концу. Но при плохой упитанности животных она может затягиваться до середины и даже конца июня. По В. В. Дмитриеву, весенняя линька маралов на Алтае, в природных условиях, продолжается с конца марта — начала апреля до 20-х чисел июня. У изюбрей, как это утверждает Н. А. Байков, весенняя линька по времени совпадает с сбрасыванием рогов и первым периодом роста их. В августе звери вновь линяют, сбрасывая летнюю шерсть. О бухарских оленях К. К. Флеров сообщает, что весенняя линька их начинается в апреле и заканчивается в июне. В августе олени начинают сбрасывать летний мех и в октябре уже находятся в зимнем наряде.

Поскольку можно судить по приведенным выше литературным данным, сроки весенней и осенней линьки у оленей различных географических рас в общем довольно сходны. Основными месяцами весенней линьки являются апрель и май, осенней — август и сентябрь. Однако эти данные характеризуют сроки линьки у всей популяции в целом, не дифференцируя животных ни по полу, ни по возрасту, тогда как эти обстоятельства могут иметь весьма существенное значение для понимания интересующего нас процесса. Равным образом почти не освещенным остается вопрос о продолжительности линьки у отдельных особей. Очень мало известно также о топографической последовательности в смене волосяного покрова. Неполнота современных сведений о линьке настоящих оленей, таким образом, достаточно очевидна.

В настоящей статье нами публикуются результаты двухлетних наблюдений над линькой маралов, изюбрей, кавказских и бухарских оленей, произведенных в Московском Зоопарке и позволяющих дать более подробное описание этого интересного процесса, нежели было сделано раньше. В целях удобства изложения описание весенней и осенней линьки дается нами в отдельности.

Весенняя линька

Как показали наши непосредственные наблюдения над маралами, весенняя линька у них протекает с середины марта до середины июля,

т. е. четыре месяца. Что же касается сроков линьки у отдельных особей, то они не одинаковы и заметно изменяются в зависимости от пола, возраста и биологического состояния животных. Так, раньше всего и начинают и заканчивают линьку взрослые самцы (начало 13—20 марта, конец 16 июня — 5 июля). Несколько позднее происходит этот процесс у молодых животных обоего пола (начало 25 марта — 10 апреля, конец 29 июня — 17 июля). Примерно в те же сроки линяют и взрослые беременные самки (с 29 марта — 10 апреля до 26 июня — 15 июля). Взрослые, но яловые самки линяют в те же сроки, что и взрослые самцы.

Индивидуальная продолжительность весенней линьки у маралов подвержена значительным колебаниям и составляет 2,5—3,5 месяца. Заметим при этом, что из 16 наблюдавшихся нами особей только две перелиняли за 2,5 месяца. У всех остальных этот процесс продолжался от 3 до 3,5 месяцев. Установить существование какой-либо зависимости между продолжительностью линьки и такими факторами, как пол, возраст или биологическое состояние, мы не могли.

Начинается весенняя линька у маралов выпадением остевых волос на туловище. Первоначально количество выпадающих волос еще очень невелико и только при близком и пристальном разглядывании животных удается заметить на боках, на спине или шее отдельные выпавшие остевые волосы или пучки их. Далее интенсивность выпадения остевых волос постепенно возрастает. Большое количество их остается на лежках; хорошо видно, как осыпаются они, когда олень встряхивается. Достаточно бывает провести рукой по телу животного, чтобы на ней оказался слой ости.

В первую очередь освобождаются от зимней шерсти конечности и голова. На ногах, чаще всего несколько ниже метакарпального и метатарзального суставов, появляются отдельные мелкие участки, уже лишенные зимней шерсти. Нередко, еще не успев зарасти новой летней шерстью, они в течение некоторого времени остаются почти совершенно голыми. На голове обычно зимняя шерсть раньше всего удаляется с морды, щек и за ушами.

Через некоторый промежуток времени конечности и голова оказываются вылинявшими полностью, тогда как все остальное тело животного еще покрыто зимней шерстью. На спине и боках тела эта зимняя шерсть, уже в значительной мере лишенная остевых волос, начинает сваливаться, образуя подобие войлока. Далее эта свалявшаяся в войлок шерсть начинает сходить сплошным слоем, сперва с плеч, бедер и брюха, а потом с боков и спины, пока, наконец, олень не окажется почти в полном летнем наряде. Однако зимняя шерсть еще продолжает оставаться на зеркале и шее, откуда она удаляется в последнюю очередь и иногда только через довольно длительный промежуток времени (см. рис. 1 a и 1 b).

Такова общая схема топографической последовательности весенней линьки у маралов, наблюдавшихся нами в Московском Зоопарке. В некоторых случаях отдельные экземпляры обнаруживали известные отклонения от нее, но они касались лишь незначительных деталей и общего характера описанной схемы не меняли.

Анализируя течение весенней линьки у маралов, можно различать в ней четыре основные последовательные стадии:

Первая стадия имеет подготовительный характер; начинается выпадением отдельных остевых волос и заканчивается появлением на голове и конечностях первых участков, свободных от зимней шерсти.

Вторая стадия начинается с момента появления первых участков, свободных от зимней шерсти, на голове и конечностях и продолжается до полного окончания линьки на них.

Третья стадия начинается с момента окончания линьки на голове и конечностях и продолжается до полного исчезновения зимней шерсти на всем теле, кроме шеи и зеркала.

Четвертая стадия начинается с момента, когда зимняя шерсть остается лишь на шее и зеркале, и заканчивается полным ее исчезновением.

Изучение продолжительности отдельных стадий весенней линьки обнаруживает чрезвычайно сильные колебания их. О размерах этих колебаний можно судить по следующим цифрам: продолжительность первой стадии варьирует от 15 до 45 дней, второй стадии — от 11 до 40 дней, третьей стадии — от 5 до 35 дней, четвертой стадии — от 10 до 33 дней. Средняя продолжительность первой стадии — 27 дней, второй — 25 дней, третьей — 22 дня, четвертой — 21 день.

Как видно из приведенных цифр, наибольшая продолжительность свойственна первой и второй стадиям, на которые падает от 40 до 70% всей продолжительности весенней линьки.

Надо учесть то обстоятельство, что линька в обеих первых стадиях в сущности мало заметна, обычно весьма незначительно отражаясь на внешнем облике животного. То же должно быть сказано и о четвертой стадии, ибо остатки зимней шерсти на шее и на зеркале нередко можно заметить лишь при специальном рассмотрении животного. Что же касается сбрасывания основной массы зимней шерсти с туловища оленя (третья стадия) — процесса, наиболее бросающегося в глаза наблюдателю, то оно происходит относительно быстро, в срок от 5 до 35 дней. Весьма вероятно, что П. И. Черетаев, утверждающий, что линька у маралов в оленеводческих хозяйствах протекает 15—30 дней, имеет в виду именно эту, третью, стадию линьки.

Следует отметить, что длительность каждой отдельной стадии не одинакова у одного и того же животного в различные годы, изменяясь, как отмечалось выше, в широких пределах.

Весенняя линька у изюбрей, которых мы имели возможность наблюдать, по своему характеру совершенно сходна с тем, что нами уже сказано для маралов. Она протекает у взрослых самцов с середины марта до июля, у молодых животных обоего пола и беременных самок начинаясь и заканчиваясь несколько позднее. Индивидуальная продолжительность весенней линьки составляет 3—3,5 месяца. Топографическая последовательность в сбрасывании зимней шерсти та же, что и у маралов, позволяя различать те же стадии.

Несколько более подробно нужно остановиться на линьке у бухарских оленей, поскольку она обнаруживает иногда заметные отклонения от описанного выше типа.

Как это наблюдалось и у маралов, взрослые самцы начинают линять раньше остальных животных (10—20 марта) и соответственно раньше надевают летний наряд (8—20 июня). Беременные самки и молодые животные обоего пола линяют с 26 марта — 6 апреля до 13—28 июня. Таким образом, начиная линять одновременно с маралами, бухарские олени заканчивают линьку примерно на две недели раньше их. В связи с этим замечается и некоторое сокращение индивидуальной продолжительности линьки у них — до 2,5—3 месяцев.

Что касается характера самого процесса весенней линьки и топографической последовательности в смене волосяного покрова, то бухарские олени обнаруживают в этом отношении некоторые своеобразные особенности. Заметим прежде всего, что зимний мех этих оленей отличается от такового маралов и изюбрей относительно слабым развитием подшерстка. Наиболее резко это бросается в глаза у молодых особей, в значительно меньшей степени — у взрослых.

Смена волосяного покрова у этих последних происходит точно так



Рис. 1а. Схема топографической последовательности весенней линьки у маралов. Вариант 1

Рис. 1б. Схема топографической последовательности весенней линьки у маралов. Вариант 2

же, как у маралов и изюбрей. Она начинается постепенно усиливающимся выпадением остевых волос на всем теле, в результате чего освобождаются в первую очередь от зимней шерсти голова и нижние отделы конечностей. Далее шерсть на туловище сваливается наподобие войлока и начинает сходить сплошным слоем — руном, сначала на брюхе, потом на боках и на спине и, в последнюю очередь, на шее и зеркале. Соответственно более слабому развитию подшерстка, это сваливание волос на туловище выражено несколько слабее, чем у маралов и изюбрей, но все же заметно вполне отчетливо.



Рис. 2. Схема топографической последовательности осенней линьки у маралов. Два верхних ряда — вариант 1, два нижних ряда — вариант 2

Иное положение имеет место у молодых животных. Первые фазы линьки у них протекают так же, как и у взрослых особей. Но дальнейшего сваливания шерсти на туловище в войлок, которое наблюдается у маралов, изюбрей и взрослых бухарских оленей, у них уже не происходит. Не наблюдается, поэтому, и спадение зимней шерсти в виде сплошного слоя. Остевые волосы и редкий подшерсток продолжают

выпадать одновременно на всей поверхности туловища, если так можно выразиться, диффузно. Вследствие этого покрывающий тело оленя зимний волосяной покров становится постепенно все более тонким и редким, и под ним начинает просвечивать несколько ярче окрашенный летний мех. Строгой топографической последовательности в освобождении туловища от зимнего меха здесь уже не существует. Иногда в первую очередь вылинивает брюхо, иногда спина или бока. Нередко такие вылинявшие места бывают разбросаны в виде пятен на теле животного. Однообразия здесь нет совершенно.

В заключение необходимо сказать несколько слов о линьке кавказских оленей. Количество наблюдавшихся нами экземпляров этого подвида невелико — всего два взрослых самца, одна взрослая и одна молодая самка. Но поскольку позволяет судить этот скромный по размерам материал, весенняя линька у кавказских оленей происходит в те же сроки и носит совершенно тот же характер, что и у бухарских оленей.

Анализируя приведенный выше материал по весенней линьке настоящих оленей, мы можем констатировать, что у животных всех четырех изученных нами подвидов она происходит в общем в те же сроки, что и в природных условиях. Правда, заканчивается она несколько позднее, нежели это указывается в литературных источниках, но последнее обстоятельство мы склонны объяснять недостаточной изученностью линьки: как мы уже отмечали, заключительная стадия мало заметна и может легко ускользать от наблюдателя, в особенности в полевых условиях.

Заслуживает внимания, что на месяцы с относительно низкими температурами воздуха (март, апрель) падает только подготовительная стадия линьки. Сбрасывание зимнего меха с туловища происходит в мае — июне, когда температура воздуха уже довольно высока. Это обстоятельство можно рассматривать как явление адаптивного характера, обеспечивающее животным сохранение термоизоляционного значения зимнего волосяного покрова до наступления теплого времени года и вместе с тем дающее возможность довольно быстрого сбрасывания его, когда необходимость в нем минует.

Осенняя линька

Пребывание оленей в летнем наряде в общем весьма недолговременно, так как в августе уже начинается осенняя линька.

У маралов срок ношения летнего наряда колеблется, по нашим данным, от 25 до 60 дней. При этом взрослые самцы носят его дольше остальных, от 37 до 60 дней, в среднем 45 дней. Взрослые самки и молодые животные сохраняют летний мех от 25 до 42 дней, в среднем 32 дня. Относительно бо́льшая продолжительность ношения летнего наряда взрослыми самцами объясняется более ранним окончанием у них весенней линьки.

В отличие от последней, начало которой у различных особей растягивается на весьма долгий срок, осенняя линька начинается у всех животных более или менее одновременно, в первой половине августа. Продолжается она у взрослых животных от 21 до 30 дней, т. е. проходит значительно быстрее, чем весенняя. Продолжительность осенней линьки у молодых животных меньше, чем у взрослых, всего 15—23 дня. Таким образом, уже в конце второй — начале третьей декады августа появляются животные в зимнем наряде, а к середине сентября его носят уже все маралы. Следует подчеркнуть, однако, что рост зимнего меха продолжается еще довольно долго после окончания линьки. Полный зимний наряд, с характерной для него окраской, маралы получают только к концу октября — началу ноября месяца.

В отличие от весенней линьки, осенняя представляет собой процесс значительно менее заметный и требует более пристального наблюдения. Топографическая последовательность смены шерсти здесь имеет совершенно иной характер, чем при весенней. Чаще всего от летней шерсти в первую очередь освобождаются верхние части тела (спина, зеркало, реже бока), и от них линька распространяется на нижележащие части. Следовательно, осенняя линька как бы происходит в обратном порядке по отношению к весенней. Однако ту строгую последовательность, которая была нами констатирована при сбрасывании зимнего меха, здесь установить не удается. Характерно, что на голове и конечностях, ниже метакарпального и метатарзального суставов, осенней линьки, повидимому, не происходит. Покрывающая их редкая и короткая летняя шерсть постепенно зарастает более густой и длинной зимней шерстью.

У изюбрей сроки и характер осенней линьки совершенно сходны с тем, что уже описано выше у маралов. Поэтому, не останавливаясь на них, дабы избежать повторений, перейдем к бухарским оленям.

Осенняя линька у бухарских оленей начинается недели на три позже, чем у маралов, с конца августа — начала сентября месяца. Напомним также, что весеннюю линьку эти олени кончают раньше, чем маралы и изюбри. В силу упомянутых причин срок ношения летнего наряда бухарскими оленями заметно больше, от 50 до 76 дней, причем у самцов продолжительность пребывания в нем больше, чем у самок и молодых особей.

Весь процесс осенней линьки завершается у бухарских оленей в 12—32 дня. У взрослых животных он длится 21—32 дня, у молодых 12—25 дней. К концу сентября — началу октября эти олени уже надевают зимний волосяной покров, первоначально еще короткий, но постепенно становящийся длиннее и гуще.

Выпадение летних волос обычно начинается со спины и зеркала, спускаясь далее на бока и брюхо. Однако нередки случаи, когда этот процесс совершается в иной последовательности и вылинявшие участки появляются на боках или брюхе раньше, чем на спине. Смены летней шерсти на голове и нижних отделах конечностей, как и у маралов, нами не наблюдалось.

Кавказские олени по срокам осенней линьки и продолжительности ношения летнего наряда не обнаруживали существенных отличий от бухарских оленей.

Подводя итоги изложенным выше данным по осенней линьке, мы имеем возможность констатировать существенные различия в сроках ее у оленей различных географических рас. Такие формы, свойственные областям с холодным или умеренным климатом, как маралы и изюбри, начинают и заканчивают осеннюю линьку примерно недели на три раньше, чем южные формы (бухарские и, вероятно, также кавказские олени).

Продолжительность ношения летнего наряда у южных форм на 16—35 дней больше, чем у форм холодного и умеренного климата, причем это обусловлено как более поздним надеванием зимнего наряда, так и более ранним окончанием весенней линьки.

Это явление закономерно связано с климатом ареала данной формы и иллюстрирует географические изменения в некоторых циклических и биологических явлениях.

Кроме того, есть основания предполагать, что сроки смены волосяного покрова представляют собой врожденную особенность, свойственную животным каждой данной географической расы. Маралы и изюбри, содержащиеся в Московском Зоопарке, находятся в климатических условиях, в общем не слишком сильно отличающихся от природ-

ных. Однако бухарские олени живут в совершенно иной обстановке, чем та, которая существует у них на родине. И несмотря на содержание на севере в течение почти восьми лет, они сохранили природные сроки линьки. Сохранили свой природный цикл и животные, родившиеся в Москве. Это происходит несмотря на неблагоприятные условия нашего климата. Особенно должны бы страдать молодые животные, которые надевают полный зимний мех почти на месяц позже маралов — в ноябре, т. е. зимой, тогда как маралы готовы к зиме уже в октябре, т. е. осенью. Несмотря на это, мы не могли заметить, чтобы указанные обстоятельства в какой-то мере вредно отражались как на старых, так и на молодых животных. Не лишено интереса, что маралы, наблюдавшиеся нами в Зоосаду г. Ашхабада и живущие, таким образом, в совершенно чуждом для них климате Туркмении, и весной и осенью линяли в те же сроки, что и в Москве.

Можно еще подчеркнуть то обстоятельство, что если весенняя линька начинается при известных, хотя и крайне слабых проблесках весны, то осенняя смена волосяного покрова, если принять во внимание климат родины разных форм, начинается, собственно, в разгар лета, и начало ее представляет собой предварение в сезонном развитии биологически полезной особенности.

По сообщению К. Энгельмана, Cervus elaphus macneilli из Сы-Чуани имеет только одну линьку. Подобного явления у других географических рас настоящих оленей и близких к ним видов не описано. Сведения этого автора нам представляются в высокой степени сомнительными, поскольку число нарядов есть признак групповой. Им, например, отличается от оленей кабарга, действительно имеющая всего одну линьку. Не исключена возможность, что С. elaphus macneilli, как форма горная, носит летний наряд лишь очень короткий срок и вследствие этого обстоятельства К. Энгельман пришел к своему явно ошибочному заключению.

Выше мы уже отмечали, что нам ни разу не удалось констатировать осенней линьки на голове и нижних отделах конечностей. По окончании весенней линьки эти части тела бывают обычно покрыты весьма короткими и редкими волосами. Нередко волосяной покров, в особенности на лобно-носовой части головы, столь редок, что имеет вид отдельных пучков коротких волос, разбросанных на значительном расстоянии друг от друга и почти не прикрывающих кожи. Мы не имели случая наблюдать смену этих волос осенью. Голова и нижние отделы конечностей, в противоположность остальным частям тела, повидимому, линяют только один раз в году. На приводимых нами схемах (рис. 2), изображающих топографическую последовательность в осенней смене волосяного покрова, мы поэтому указанные части тела условно показываем имеющими зимний наряд с самого начала осенней линьки. Надо еще раз заметить, что осенняя линька — процесс трудно наблюдаемый. Для окончательного решения вопроса о количестве линек на морде и конечностях необходимы специальные дополнительные наблюдения.

Выводы

1. Весенняя линька у маралов и изюбрей протекает с середины марта до середины июля. Индивидуальная продолжительность линьки 2,5—3,5 месяца. Бухарские и кавказские олени линяют с середины марта до конца июня. Индивидуальная продолжительность линьки у них несколько меньше, чем у маралов — 2,5—3 месяца.

2. Взрослые самцы начинают и заканчивают линьку ранее остальных животных.

3. У маралов, изюбрей и взрослых особей бухарских оленей смена

зимней шерсти происходит в определенной топографической последовательности.

4. Маралы и изюбри носят летний наряд от 25 до 60 дней, бухарские и кавказские олени — от 50 до 75 дней. Взрослые самцы носят его дольше, чем остальные животные.

5. Осенняя линька протекает у маралов и изюбрей с первой половины августа до середины сентября, у бухарских и кавказских оленей — с конца августа до начала октября. Индивидуальная продолжительность осенней линьки 12—32 дня. Молодые животные линяют быстрее, чем старые.

6. Маралы и изюбри, обитающие в областях с холодным или умеренным климатом, начинают и заканчивают линьку примерно на три недели раньше, чем южные формы (бухарские и кавказские олени).

7. Продолжительность ношения летнего наряда у южных форм на 16—35 дней больше, чем у форм холодного и умеренного климата.

Литература

1. Байков Н. А., Изюбри и изюбреводство, 1925.—2. Beninde J., Zur Naturgeschichte des Rothirsches, 1937.—3. Динник Н. Я., Звери Кавказа, 1910.—4. Дмитриев В. В., Копытные звери Алтайского заповедника и прилежащих мест, Тр. Алтайского заповедника, вып. I, 1938.—5. Доппельмайр Г. Г., Соболиный промысел на северо-восточном побережье Байкала, 1926.—6. Kiessling W., Der Rothirsch, 1925.—7. Котовщикова М., Научные труды госзаповедников, серия II, Крымский гос. заповедник, 1936.—8. Митюшев П. В., Пантовая продуктивность марала, Вопросы пантового оленеводства, вып. I, 1934.—9. Пузанов И. И. Предварительные итоги изучения фауны позвоночных Крымского заповедника, 1931.—10. Raesfeld F., Das Rotwild, 1920.—11. Соловьев Д. К., Саянский промыслово-охотничий район и соболиный промысел в нем, 1921.—12. Schaff E., Jagdtierkunde, 1907.—13. Туркин Н. А. и Сатунин К. А., Звери России, Cervidae, 1902.—14. Флеров К. К., Туркестанский олень, или хангул, Материалы по паразитологии и фауне Южного Таджикистана, 1932.—15. Черетаев П. И., Влияние возраста на панты марала, рукопись ВЗИПСХ, 1935.—16. Черкасов А., Записки охотника Восточной Сибири, 1867.

STUDIES ON THE MOULTING OF GENUINE DEER

V. I. ZALKIN

Zoological Museum of the State University of Moscow

Summary

The article deals with the author's observations on the moulting by Cervus elaphus sibiricus, C. elaphus xanthopygus, C. elaphus bactrianus and C. elaphus maral. The materials studied by the author permit him to arrive at the following conclusions:

1. The spring moulting of C. elaphus sibiricus and C. elaphus xanthopygus takes place from the middle of March to the middle of July. The individual time of moulting varies between 2.5 and 3.5 months. C. elaphus bactrianus moults from the middle of March to the end of June. Their individual time of moulting is somewhat shorter than that of C. elaphus sibiricus — 2.5—3 months.

2. Adult males begin and end their moulting earlier than the rest.

3. Moulting in C. elaphus sibiricus, C. elaphus xanthopygus and the adult C. elaphus bactrianus proceeds according to a definite geographic sequence.

4. C. elaphus sibiricus and C. elaphus xanthopygus wear their summer apparel from 25 to 60 days, C. elaphus bactrianus and C. elaphus maral — from 50 to 75 days. The adult males preserve it longer than the rest.

5. The autumn moulting begins in C. elaphus sibiricus and C. elaphus xanthopygus in the first half of August and ends by the middle of September, in C. elaphus bactrianus and C. elaphus maral it begins in end of August and ends in the beginning of October. The individual time of the autumnal moulting is 12—32 days. Young animals moult at a speedier rate than the adult ones.

6. C. elaphus sibiricus and C. elaphus xanthopygus, inhabiting regions of cold or temperate climate, begin and end their autumnal moulting about three weeks earlier than the southern forms (C. elaphus bactrianus and the Caucasian C. elaphus maral).

7. The period during which the deer wear their summer apparel is longer by 16—35 days in the southern forms than in those of the cold and temperate climates.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ФОРМИРОВАНИЕ ПРОПОРЦИЙ ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ У ЧЕЛОВЕКА И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В. П. ЯКИМОВ

Естественно-научный институт им. Лесгафта (Ленинград)

Одним из важнейших условий становления человека явилось освобождение передних конечностей его предков от локомоторных функций. Передние конечности эволюционировали в сторону приспособления к выполнению различных трудовых процессов. В то же время трудовой процесс оказывал формирующее влияние на руку, совершенствовал ее, почему, по словам Энгельса [16], «рука является не только органом труда — она также его продукт». Связанные с приспособлением к трудовым операциям, морфологические изменения в строении руки были относительно невелики и выражались в дифференцировании мышц, в способности к изолированным движениям пальцами, в свободном противопоставлении большого пальца и т. д. Одновременно с морфологической перестройкой руки менялись также соотношения между различными отделами руки — изменялись ее пропорции. Эти изменения, связанные с выполнением иных, нелокомоторных функций, привели к тому, что по характеру пропорций рука человека отличается от передних конечностей приматов и тем более от конечностей остальных млекопитающих [6, 8, 11].

Возникает вопрос: каков путь формирования пропорций руки человека в процессе индивидуального развития?

Многочисленные исследования антропологов, проведенные на взрослом человеке (литература подробно приведена у Мартина [7]) не дают исчерпывающего ответа на этот вопрос. Анализ значения дефинитивных пропорций руки может быть углублен исследованием путей их формирования в онтогенезе.

В нашей работе мы задались целью проследить, как изменяются пропорции руки человека в течение всего индивидуального развития. В качестве сравнительного материала, помимо приматов, были использованы также млекопитающие, далекие от человека и приматов в систематическом отношении и обладающие специализированными передними конечностями. Сравнением развития конечностей столь различных форм можно установить: что́ является общим в развитии и что́ вызвано приспособлением к среде и к определенной функции.

Нами были исследованы эмбрионы и плоды человека, обезьян, дельфина, летучих мышей, крота, а также скелеты взрослых особей сравниваемых животных. Кроме того, в настоящей работе были использованы данные других авторов. Материал по низшим обезьянам (павианы и макаки) получен мной при измерении свыше 100 живых животных в питомнике Субтропического филиала ВИЭМ (г. Сухуми). Особенный интерес для исследования представляли ранние стадии развития, мало освещенные в работах других авторов. Эмбрионы фиксировались сулемой с ледяной уксусной кислотой. После фиксации и окрашивания in toto борным кармином эмбрионы служили для изготовления эмбрио-

логических серий срезов. С окрашенных по Штеру срезов производились зарисовки скелетных элементов передних конечностей. По зарисовкам делались восковые пластические реконструкции. Последние давали ясное представление о ходе морфогенеза скелета и позволяли производить вполне точные измерения отдельных звеньев передних конечностей. При вычислении относительной длины отдельных звеньев длина всей конечности принималась за 100%.

Полученные нами данные показывают следующее:

1. Характер пропорций у ранних эмбрионов более сходен, чем у взрослых особей исследованных млекопитающих. Общими для пропорций ранних эмбрионов являются относительно длинные плечо и кисть и короткое предплечье. Например, у эмбрионов человека в возрасте от 1½ до 2 месяцев в среднем плечо равно 42—43%, предплечье — 23—26%, кисть — 30—34% от длины всей руки. У эмбрионов коровы в возрасте от 1 до 2 месяцев, соответственно, плечо — 31—37%, предплечье — 23—27% и кисть — 38—41%. У эмбриона крота размером 12 мм плечо — 35,3%, предплечье — 25,5%, кисть — 39,2%, эмбриона летучей мыши (Epthesicus serotinus) размером 10 мм плечо — 37,3%, предплечье — 25,3%, кисть — 37,3%. Во всех случаях наиболее коротким отделом является предплечье.

2. В процессе эмбрионального развития происходит увеличение относительных размеров дистального отдела и уменьшение среднего и проксимального отделов передней конечности. Это явление наблюдается в развитии всех исследованных животных и подтверждает наблюдения других авторов [2, 4]. Повидимому, это связано с большей скоростью роста мало дифференцированных тканей, слагающих дистальный отдел. Обратная зависимость между скоростью роста и дифференцировкой тканей установлена различными исследованиями [3, 15].

3. В период 3—4 месяца эмбрионального развития человека наблюдается резкое уменьшение относительной длины кисти и увеличение относительного размера предплечья (см. рисунок). Подобный факт отмечался также Шульцем [12], но этот автор не дал ему объяснений. Если рассматривать только отвлеченные индексы, как это делает Шульц, то сделать какие-либо выводы было бы весьма затруднительно. Это явление может быть объяснено, если принять во внимание морфологические изменения, происходящие в закладке скелета руки на 3—4 месяце. В этот период происходит описанное нами [17, 18] выпрямление ранее резко изогнутой локтевой кости и выход ее из-под лучевой.

Можно предположить, что резкое увеличение размеров предплечья в период 3—4 эмбриональных месяцев связано именно с процессом распрямления закладки локтевой кости. Этот процесс скрывает продолжающийся более быстрый рост кисти. Вероятно, с этим же связано аналогичное явление уменьшения относительной длины кисти у 2—3-месячных эмбрионов гиббона. В результате описанного морфологического преобразования пропорции руки 3—4-месячных эмбрионов человека исключительно сходны с дефинитивными. Относительные размеры основных звеньев руки равны (в %):

	Плечо	Предплечье	Кисть
Эмбрионы 3—4 месяцев	42—43	31—33	25—27
Взрослый человек	41—45	30—33	24—28

Но сходство в индексах покоится на различной морфологической основе. В кисти эмбрионов более сильно развита карпальная часть, а пальцы коротки. В дальнейшем пальцы растут быстрее, а проксимальный отдел кисти отстает в росте [4].

4. В постэмбриогенезе не удалось установить какой-либо общий закон формирования пропорций. У человека, приматов и копытных отмечено относительное уменьшение длины кисти, а у дельфина, крота, летучих мышей, наоборот, в течение всего постнатального развития продолжается отмеченное еще в эмбриогенезе удлинение кисти. Пропорции формируются в связи с функцией, выполняемой конечностью у взрослых животных.

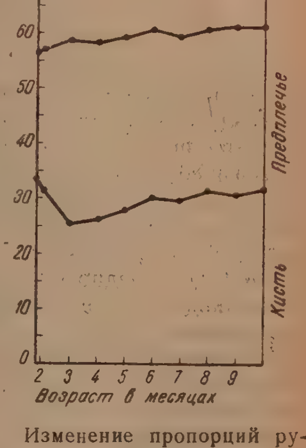
5. Человек и приматы в отношении пропорций верхних конечностей резко отличаются от остальных исследованных млекопитающих. У человека и обезьяны кисть является относительно самым коротким отделом конечности, тогда как у копытных, крота, дельфина и летучих мышей кисть очень длинна. Увеличение длины конечности у этих млекопитающих происходит за счет дистального отдела передней конечности.

Компактно сформированная, короткая кисть приматов и особенно человека, который обладает наиболее короткой кистью [13, 14], связана с приспособлением конечности к хватательной функции. Увеличение радиуса действия кисти, как хватательного органа, могло происходить только за счет удлинения проксимального и среднего отделов руки и большей подвижности в плечевом суставе. Удлинение кисти ухудшало ее хватательные качества и делало ее непригодной к выполнению тонких трудовых операций, что мы видим на примере антропокорфов, обладающих относительно более длинной кистью, чем человек.

У копытных, китов, крота увеличение длины свободного рычага конечности и, следовательно, размаха движений передней конечности, вследствие скрытости плечевой кости в массе мягких тканей, могло происходить только за счет среднего и главным образом дистального отделов.

6. У крота, дельфина и летучих мышей особенно велико относительное удлинение кисти, продолжающееся в течение всего онтогенеза. Для передних конечностей этих животных, функционирующих не в порядке опоры на почву, характерно одно общее морфологическое условие — увеличение поверхности (летучие мыши), в другом — для увеличения поверхности роющего органа (крот) и т. д.

Увеличение поверхности происходит как за счет расширения кисти различными морфологическими путями [1], так и за счет удлинения, что проявляется в ее более быстром росте.



Изменение пропорций руки в эмбриональном периоде

7. Окончательное формирование пропорций передних конечностей происходит в постэмбриогенезе по способу надставки стадий [9, 10]. Причиной различия в пропорциях у взрослых особей, более сходных на ранних стадиях, является не изменение величины закладок, а изменение скорости роста [5].

Литература

1. Abel O., Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere, Stuttgart, 1911.—2. Андреева Е. Г., О пропорциях костей конечностей некоторых Bovinae, ДАН СССР, т. IV (XIII), № 1 (105), М., 1936.—3. Балинский Б. И., Рост и формообразование, Сб. «Рост животных», М. — Л., 1935.—4. Burtsher H., Das Wachstum der Extremitäten beim Menschen und bei Säugetieren vor der Geburt, His und Braunes Ztschr. f. Anat. u. Entw.-Geschl, Bd. II, 1877.—5. Huxley J., Problems of relative growth, London, 1932.—6. Лесгафт П. Ф., О различных типах конечностей млекопитающих, Изв. СПб. биол. лаборат., ст. I—IV, т. I, вып. 2—4; т. II, вып. 1, 1896—1897.—7. Martin R., Lehrbuch der Anthropologie, Bd. I—III, Jena, 1928.—8. Mollison Th., Die Körperproportionen der Primaten, Morph. Jahrbuch, Bd. 42, Leipzig, 1911.—9. Северцов А. Н., Этюды по теории эволюции, Берлин, 1921.—10. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, М.—Л., 1939.—11. Fick R., Massenverhältnisse an den oberen Gliedmassen des Menschen und den Gliedmassen der Menschenaffen, Sitz.-Ber. Preuss. Acad. Wiss., phys.-mat., Bd. 30, 1926.—12. Schultz Ad., Fetal growth in man, Amer. Journ. of Phys. Anthrop., vol. 6, New York, 1923.—13. Schultz Ad., Fetal growth of man and other primates, Quart. Rev. Biol., vol. 1, Baltimore, 1926.—14. Schultz Ad., Studies on the growth of Gorilla and of other higher primates etc., Memoirs of the Carnegie Mus., XI, 1927.—15. Шмальгаузен И. И., Рост и диференцировка, Сб. «Рост животных», М.—Л., 1935.—16. Энгельс Ф., Диалектика природы, 1936.—17. Якимов В. П., Морфогенез и изменение пропорций скелета передних конечностей в онтогенезе у человека и некоторых млекопитающих, диссертация (рукопись), Л., 1941.—18. Якимов В. П., Развитие скелета передних конечностей человека и некоторых млекопитающих, рукопись, Л., 1944.

THE ONTOGENETIC FORMATION OF THE PROPORTIONS OF THE FORE LIMBS IN MAN AND MAMMALS

V. P. JAKIMOV

The Leshaft biological Scientific Institute (Leningrad)

Summary

On the ground of a comparative study of the proportions of the extremities of human embryos and of the embryos of ungulate animals, dolphins bats and moles on plastic reproductions and of measurements of the extremities of the young of monkeys (macacoes and baboons), the author discusses the question of the formation of the peculiar proportions of the human arm in connection with its liberation of its locomotive function. In the course of the process of embryonic development the relative dimensions of the distal part of the fore limb increase and those of its medial and proximal parts decrease. During the third and fourth months of embryonic development a pronounced decrease is observed in the relative length of the hand and a relative increase in that of the antebrachium of the human embryo (cf. Figure), this being connected with the straightening of the strongly curved ulna. Man and primates show a sharp distinction from other mammals in regard to the proportions of their anterior limbs: in the first the hand is their shortest part, in other mammals — the longest. This is bound with the grasping function of the hand. The final formation takes place in the course of the postembryonic development by stadial apposition, by means of a change in the rate of growth and not in the size of the primary structures.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ УЧЕТ СОБОЛЕЙ (MUSTELA ZIBELLINA L.) ПО ЗИМНИМ ГНЕЗДАМ

В. В. РАЕВСКИЙ

Государственный Кондо-Сосвинский заповедник

Организация сети государственных заповедников, среди которых есть несколько специально соболиных, повсеместные длительные запреты охоты на соболя и введение строгого регулирования собольего промысла сыграли положительную роль — в ряде мест Сибири накоплены значительные запасы этого ценнейшего пушного объекта. Но рациональная эксплоатация этих богатств немыслима без хорошо поставленного количественного учета зверя.

Исходя из практических потребностей нашего охотоведения, я считаю целесообразным поделиться опытом своей работы в данном направлении. По прямому заданию Главного управления по заповедникам, зоосадам и зоопаркам при СНК РСФСР я разрабатывал в последние годы проблему учета соболя на территории Кондо-Сосвинского заповедника, лежащего в самой богатой соболями части Западно-Сибирской низменности. Равнинность рельефа тайги и обилие соболей — характерные черты нашего района.

Я перепробовал здесь различные методы количественного учета, но оказалось, что они не отвечают требованиям работы с соболем в указанных условиях. Так, формула учета по следам, рекомендованная А. Н. Формозовым [4], как указывает сам автор, хороша только при небольшой плотности населения вида, а у нас приходится иметь дело с многочисленной популяцией соболей. Уточнение этого же способа, данное Г. Н. Гассовским [1], страдает односторонностью — вычисляется лишь минимальное из возможных число зверей. Метод учета, разработанный Г. Д. Дулькейтом [2], требует, как и мой способ, тщательного анализа следов многих, «модельных» соболей для установления величины их индивидуальных ареалов. Но дальнейшее деление больших территорий на собольи охотничьи участки с целью получения абсолютных цифр численности зверей не может быть точно из-за того, что в натуре такие участки весьма неравномерно налегают друг на друга. Наконец от учета соболей отстрелом, хотя он и дает надежные результаты, нам пришлось в заповеднике отказаться. Учет мне удался только тогда, когда был найден соответствующий удобный период в жизни соболя — состояние его зимней малоподвижности.

Оказалось, что лучшее время для счета соболей — это середина зимы, пора глубокоснежья и морозов. Успех дела гарантирован следующим экологическим моментом. С декабря по февраль жизнедеятельность соболя понижена. В лютый холод соболь по несколько дней не покидает своего убежища [1]. Стужа гонит его обратно в тепло гнезда после каж-

[1] Это — короткая земляная нора с гнездом под корнями выворотов или гнездо-камера среди корней деревьев, реже — дупло заваленных снегом колод. Богатая подстилка, подолгу хранящая тепло в отсутствие зверя, эктопаразиты, скопления экскрементов и обледенелые подснежные ходы говорят о длительном пользовании этими гнездами.

дого выхода на охоту. Пробежки зверя бывают поневоле короткими — перемерзший, рассыпчатый снег затрудняет движение. Поле деятельности соболя сокращается. Даже там, где плотность соболей высока, охотничьи участки соседних зверьков теперь разобщаются. Соболи оказываются изолированными по-одиночке и прикрепленными к определенному месту. Удобно для учета и то, что, пока стоят морозы, каждый соболь пользуется одним гнездом. Поэтому нужно отыскать и пересчитать гнезда, которые являются центрами индивидуальных владений соболей. Такая работа сходна с учетом млекопитающих-норников по их норам. С другой стороны, это прямой поголовный пересчет животных, а к нему всегда предъявляется требование быстроты. Должно быть получено нечто вроде моментального снимка стада. В нашем же случае этим условием можно пренебречь, ибо крепкая оседлость соболя дает право считать, что учет проведен одновременно, если удастся уложиться в рамки морозного периода или, еще лучше, его части. Выходит, что подсчитываются как бы неподвижные особи застывшей на время популяции.

Этот способ количественного учета соболя с успехом осуществлялся в 1940, 1941, 1942 и 1943 гг. в разных частях Кондо-Сосвинского заповедника [3]. Наш метод применялся и в соседней с заповедником Шухтунгортской производственно-охотничьей станции В/О «Заготживсырье». Здесь он прошел практическую проверку в 1943 и 1944 гг. и получил одобрение, по отзыву охотоведа А. Г. Костина, «как совершенный метод учета соболя на пробных площадях». Схема его применения рисуется в следующем виде:

1. Основной принцип метода — поголовный пересчет особей по их постоянным зимним гнездам и охотничьим участкам (индивидуальным ареалам) на пробных учетных площадях с последующей экстраполяцией на бо́льшую территорию, соответствующим образом бонитированную.

2. Каждая учетная площадь должна иметь в диаметре не менее 10 км, иначе охотничьи участки отдельных соболей, доходящие до 5 км в длину, будут простираться от центра площади за ее границы, что нежелательно.

3. Работа проводится в наиболее холодное время зимы, ее следует рассчитать так, чтобы закончить к концу периода морозов. Наименьшая активность соболей в этот период облегчает работу, и в местах значительной плотности зверей становится возможным уверенно разделять соседние участки. В Ханты-Мансийском округе Омской области пора морозов захватывает часть декабря, январь и начало февраля. Удобнее отнести учет к концу периода холодов, чтобы дать соболям обжить гнезда. Учетчикам интересно использовать выгоды удлиняющегося к февралю дня. Расчет времени и труда, потребных для работы в лесу, можно сделать исходя из следующих данных. Чтобы найти гнездо одного соболя, я затрачивал в среднем 1,5 дня, проходя по следу 5,5 км (от 10 м до 16 км) и делая на каждого соболя по 18 км холостых и контрольных ходов.

4. Сеть контрольных ходов, гарантирующая от пропусков, должна быть принята через 1 км. Эти ходы целесообразно приурочить к излюбленным соболем местам: ручьям, долинам, окраинам болот, стыкам разных насаждений и т. п.

5. Выйдя на соболий след, надо определить его давность. Легче и выгодней разбирать свежие следы, но по только что проложенному следу надо итти «в пяту», т. е. в направлении, противоположном ходу зверя, из опасения спугнуть его преследованием. Иначе соболь начнет хитрить, заведет в чащу, будет залегать, давать гонные круги и т. п. Если след дан сутки назад, бояться догнать зверя нечего. Вероятие нахождения гнезда одинаково как при движении по попутному, так и обратному следу. Совсем старые следы разбирать трудно — на пересечениях неиз-

бежны ошибки и смена взятого следа. В следопытстве окажет незаменимые услуги помощник из опытных охотников-промышленников.

6. Когда след приведет к подснежной норе, нужно убедиться по степени оледенения ее стенок, что здесь постоянное убежище, а не спрятанная добыча и не жировочный ход. У настоящего гнезда следы разного возраста сливаются в тропы. Иногда видны скопления испражнений. У гнезда необходимо соблюдать осторожность — зверек может забросить его и перейти в другое место, чем испортит картину учета.

7. Величина и пол соболя определяются по размерам отпечатков лап и манере мочиться. Индивидуальные черты в повадках, например тяжелые прыжки, легкий ход, склонность залезать на высокие предметы, также помогают устанавливать границы смежных собольих владений. По мере выяснения участков и гнезд они наносятся на карту.

8. Когда работа вчерне окончена, т. е. не остается уже соболей, район обитания которых не выяснен, найденные гнезда обходятся в возможно короткий срок (1—2 дня), чтобы убедиться, что все соболи на своих местах. Искомое число соболей будет равно числу охотничьих участков или, что то же, числу жилых постоянных гнезд (соболи ведут индивидуальный образ жизни).

9. Данный метод особенно рекомендуется для равнин, в горах его применение, очевидно, будет затруднено (трудность передвижения учетчиков и, возможно, иные условия норения соболей).

Из местных и преходящих причин, отрицательно влияющих на работу нашим способом, нужно указать следующие: 1) чрезмерная скученность самих соболей (порядка 1 особь на 2—3 км ^{2}), 2) обилие зайцев, оставляющих следы, сходные с собольими, и 3) отсутствие порош. Указанные обстоятельства делают разбор следов подчас весьма трудным. Далее, сильно пересеченная местность и большие площади густого подроста в лесу препятствуют учету, замедляя движение на лыжах. Наконец, теплая зима или продолжительная оттепель могут вызвать раннее наступление лжегона соболей, во время которого звери недостаточно сильно привязаны к гнездам. Но все эти неблагоприятные моменты я успешно обходил путем предварительного изучения местности, осмотрительного выбора учетной площади и заблаговременного выхода в лес, рассчитанного на возможное ожидание нужной погоды.

Наряду с поисками универсальных, широко применимых способов количественного учета животных, в экологической практике приходится прибегать к специальным методам учета, использование которых ограничено определенным видом, конкретной обстановкой и даже определенным сезоном. Пусть не покажется поэтому описанный нами «метод» учета кустарным по сравнению с другими приемами, опирающимися на различные более или менее сложные формулы. Здесь не дается ничего принципиально нового, и, в сущности, освещается зимняя жизнь соболя для решения частного практического вопроса — его учета. Неприложимость общих универсальных способов к данной конкретной обстановке вызвала необходимость найти более узкий, но и более углубленный ответ на поставленную задачу. Автор сам вначале становился втупик перед сумбуром собольих следов в тайге. Но теперь, имея в руках путеводную нить — знание оседлости соболя и привязанности его к гнезду,— любой наблюдатель, вместо прежней путаницы и неразберихи следов, увидит стройную картину выходов и возвращений соболей. Ходы зверя, случайные в деталях, приобретают закономерность в целом. Каждый зимний выход соболя — кольцо с возвращением к исходной точке. Зная это, нетрудно находить гнезда, а затем спокойно пересчитывать соболей.

Литература

1. Гассовский Г. Н., Охотничий промысел бассейна реки Анадырь и его реконструкция, Ленинград, 1939.—2. Дулькейт Г. Д., Материалы по изучению биологии соболя и соболиного хозяйства острова Большой Шантар, Владивосток, 1929.—3. Раевский В. В., Об ареале особи у соболя, Природа, 7—8, 1942.— 4. Формозов А. Н., Формула для количественного учета млекопитающих по следам, Зоологический журнал, т. XI, 1932.

QUANTITATIVE CHECKING OF SABLES (MUSTELA ZIBELLINA L.) IN THEIR WINTER NESTS

V. V. RAIEVSKY

State Kondo-Sosva Reserve

Summary

1. The Kondo-Sosva State Reserve (Western Siberia) and the district surrounding it possess a dense sable population and the methods of checking it proposed for this aim earlier are not suitable for this region.

2. The author has elaborated a special method of checking, allowing a total calculus of sables on specimen areas with a subsequent extrapolation to a greater territory.

3. The method is based on the circumstance that during the period of the greatest frosts — from December to February — the sable limits greatly its activity and is then bound to a constant and only winter nest. By following their tracks the nest of every individual sable is located and its hunting grounds determined. The number of nests or the number of hunting areas (individual areals) is the sought for number of sables in the specimen area.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 2

ГРЫЗУНЫ — ОБИТАТЕЛИ ЖИЛИЩ В ВОСТОЧНОЙ МОНГОЛИИ

В. В. КУЧЕРУК

Значение грызунов как вредителей пищевых продуктов и разрушителей строений человека хорошо известно. За последние десятилетия ясно вырисовывается и другая сторона вредоносной деятельности грызунов — хранение и передача человеку ряда инфекционных заболеваний. Чума, туляремия, клещевые тифы, инфекционная желтуха, кожный лейшманиоз и другие инфекции сохраняются в природе и передаются человеку грызунами или паразитами последних.

Таким образом, изучение грызунов — сожителей человека, выяснение их контакта с грызунами, обитающими в естественных стациях, установление способов борьбы с ними представляют большой и экономический и эпидемиологический интерес. Для выяснения этих вопросов территория Монгольской Народной Республики дает обильный материал. В этой стране, быстро развивающейся по пути, отличному от пути развития капиталистических стран, за короткий срок возникают населенные пункты, происходит переход значительной части населения от кочевого образа жизни к оседлому, и стремительно растет сельское хозяйство. При этом все отмеченные явления захватывают громадную страну, отдельные части которой резко различаются по своим ландшафтам.

Возникновение стационарных жилищ на территории, где их прежде никогда не было, дает возможность проследить очередность заселения человеческого жилья различными видами грызунов и изменения, происходящие в составе грызуньего населения по мере старения населенных пунктов. Изменения хозяйственной деятельности человека создает новые формы контакта между человеком и грызунами, а следовательно, и возможность появления новых, неизвестных прежде источников заражения.

Для того, чтобы правильно построить профилактические мероприятия, сокращающие контакт человека с грызунами, и мероприятия по истреблению грызунов в человеческом жилье, необходимо знать, как текут упомянутые процессы. Частичному разрешению этой задачи и посвящена настоящая работа.

В основу работы легли материалы по учету численности грызунов и механической дератизации человеческих жилищ в населенных пунктах восточной Монголии. Методическое руководство дератизацией и учетом грызунов в строениях осуществлял автор; в сборе материала кроме него участвовали А. И. Гилев, И. М. Казас, А. В. Красненков, И. Н. Маркозашвили, В. Н. Скалон, Ф. И. Фокин.

42 вида грызунов, достоверно найденных на территории востока МНР, по их отношению к заселению человеческого жилья можно разбить на следующие группы:

I. Избегающие поселения в человеческом жилье: 1. Белка Sciurus

vulgaris L. 2. Бурундук Eutamias asiaticus Gmel. 3. Длиннохвостый суслик Citellus parryi Richard. 4. Светлохвостый суслик Citellus pallidicauda Sat. 5. Даурский суслик Citellus dauricus Br. 6. Тарбаган Marmota sibirica Radde. 7. Летяга Pteromys volans L. 8. Тушканчик-прыгун Allactaga saltator Eversm. 9. Гобийский тушканчик Allactaga bullata G. Allen. 10. Мохноногий тушканчик Dipus sagitta Pall. 11. Лесной лемминг Myopus schisticolor Lilljeb. 12. Монгольская высокогорная полевка Alticola semicanus (G. Allen). 13. Большеухая высокогорная полевка Alticola macrotis Radde. 14. Желтая пеструшка Lagurus luteus Eversm. 15. Монгольская полевка Microtus mongolicus Radde. 16. Даурский цокор Myospalax dybowskii Tscher. 17. Манчжурский цокор Myospalax epsilanus Thom. 18. Большая песчанка Rhombomys opimus Licht. 19. Северная пищуха Ochotona hyperborea Pall. 20. Алтайская пищуха Ochotona alpina Pall. 21. Гобийская пищуха Ochotona pricei Thom. 22. Заяц беляк Lepus timidus L. 23. Заяц толай Lepus tolai Pall.

II. Виды, поселяющиеся в строениях человека, но обитание которых в человеческом жилье в условиях восточной Монголии не зарегистрировано: 1. Азиатская лесная мышь Apodemus speciosus Temm. 2. Мышь-малютка Micromys minutus Pall. 3. Серобрюхий хомячок Cricetulus griseiventris Sat. 4. Красно-серая полевка. Clethrionomys rufocanus Sund. 5. Красная полевка Clethrionomys rutilus Pall. 6. Полевка-экономка Microtus oeconomus Pall. 7. Полевка Михно Microtus michnoi Katsch. 8. Унгурская полевка Microtus ungurensis Katsch.

III. Виды, случайно или редко поселяющиеся в жилищах человека: 1. Стадная полевка Microtus (Stenocranius) gregalis Pall. 2. Хомячок Роборовского Phodopus roborovskii Satun. 3. Полуденная песчанка Meriones meridianus Pall. 4. Даурская пищуха Ochotona daurica Pall.

IV. Виды, регулярно поселяющиеся в жилье человека: 1. Даурский хомячок Cricetulus furunculus Pall. 2. Cricetulus curtatus (G. Allen). 3. Джунгарский хомячок Phodopus songarus Pall. 4. Полевка Брандта Microtus (Phaiomys) brandti Radde. 5. Монгольская песчанка Meriones unguiculatus Mill.-Edw.

Каждый из них, кроме джунгарского хомячка, в отдельных населенных пунктах может являться основным или одним из основных обитателей человеческого жилья.

V. Основные обитатели человеческого жилья: 1. Домовая мышь Mus musculus L. 2. Серая крыса Rattus norvegicus Erxl.

На большей части территории востока МНР основной обитатель человеческого жилья — домовая мышь. Серая крыса — преобладающий вид среди грызунов, населяющих строения человека, лишь в тех районах, где она обычна и в естественных стациях.

Подытоживая сказанное, можем отметить, что в настоящее время из 42 видов грызунов, обитающих в восточной Монголии, только 7 постоянно встречаются в жилье человека, причем для двух видов — домовой мыши и серой крысы — жилье человека является основной или одной из основных стаций. Характерно, что из степных видов грызунов постоянно поселяются в жилье человека только представители семейства мышеобразных.

В одной из своих предыдущих работ автор, на основании изучения распространения млекопитающих, разбил территорию восточной Монголии на 8 зоогеографических участков: Кентейский (таежный), Ононо-Ульдзинский и Халхингольский (островных и уремных лесов), Даурский, Ундурханский, Матат-Сомонский, Дариганго-Югодзырский (степные) и Восточногобийский (полупустынный, см. рис.). Достоверные материалы по видовому составу грызунов, населяющих строения человека, имеются по следующим участкам: Халхингольскому, Матат-Сомонскому, Ундурханскому и Восточногобийскому. Отличия в видовом со-

Таблица 1

Видовой состав и количественное соотношение различных грызунов в строениях человека в населенных пунктах восточной Монголии

Зоогеографический участок	Название населенного пункта или его местоположение	Год	Период работы	Всего добыто грызунов	Из них в процентах: серой крысы	домовой мыши	монгольской песчанки	полевки Брандта	даурского хомячка	джунгарского хомячка	Cricetulus curtatus	прочих
Халхингольский участок островных и уремных лесов	р. Нумургин-гол	1941	Август	180	10)	—	—	—	—	—	—	—
	»	1942	Май — июнь	551	100	—	—	—	—	—	—	—
	»	1943	Июнь	26	100	—	—	—	—	—	—	—
	Устье Нумургин-гола	1942	Май — июнь	142	100	—	—	—	—	—	—	—
	» »	1943	Июнь	17	100	—	—	—	—	—	—	—
	Среднее течение	1941	Июнь	809	100	—	—	—	—	—	—	—
	р. Халхин-гол	1942	Май — июнь	72	100	—	—	—	—	—	—	—
	»	1943	Март — апрель	49	71,7	28,3	—	—	—	—	—	—
	»	1943	Июль — август	61	98,3	1,7	—	—	—	—	—	—
	»	1944	Февраль	59	94,9	5,1	—	—	—	—	—	—
	Устье Халхин-гола	1944	Июль	24	92,0	8,0	—	—	—	—	—	—
Матат-Сомонский степной участок	г. Тамцак-Булак	1941	Июнь	92	92,4	7,6	—	—	—	—	—	—
	»	1943	Январь — апрель	139	82,7	13,7	—	0,7	0,7	2,2	—	—
	»	1944	Январь — апрель	235	74,1	6,4	17,4	1,7	0,4	—	—	—
	г. Улан-Цирик	1943	Август	19	—	5,2	10,5	—	84,3	—	—	—
	»	1944	Март — апрель	247	—	16,0	9,3	8,5	56,7	8,1	—	1,4
	г. Чойбалсан	1941	Март — апрель	104	—	71,0	10,0	—	18,0	—	—	1,0
	»	1942	Январь — февраль	500	—	92,2	3,8	3,0	0,4	0,2	—	0,4
	»	1944	Январь — февраль	606	—	57,8	16,5	23,6	1,8	—	—	—
Ундурханский степной участок	Далтыйн-хид	1943	Март — апрель	32	—	75,0	—	15,6	—	—	9,4	—
	г. Ундурхан	1942	Январь — март	99	—	95,0	—	—	2,0	2,0	1,0	—
	»	1943		103	—	92,0	—	1,0	1,0	3,0	3,0	—
	»	1944	Январь — февраль	64	—	70,0	—	9,3	6,9	6,9	6,9	—
	Мунху-Ханый-Сомон	1941	Февраль	34	—	91,2	—	—	2,9	—	—	5,9
Восточно-гобийский полупустынный участок	г. Саин-Шанда	1941	Октябрь — декабрь	372	—	96,0	3,5	—	—	—	1,5	—
	»	1942		155	—	98,7	0,7	—	—	—	0,6	—
	»	1944	Январь — апрель	168	—	80,4	1,2	—	—	—	18,4	—
	Дзамин-Уде	1914	Апрель	29	—	82,7	—	—	—	—	—	17,3
	Солонкер	1941	Ноябрь	71	—	50,0	22,0	—	—	—	28,0	—
	»	1942	Март — апрель	78	—	31,0	36,0	—	—	—	33,0	—
	»	1944	Апрель	11	—	45,4	—	—	—	—	54,6	—

ставе и в количественном соотношении различных видов грызунов, обитающих в строениях человека, по большинству зоогеографических участков восточной Монголии весьма незначительны (см. табл. 1). В основном эти отличия складываются за счет незначительного проникновения в жилища человека грызунов, характерных для естественных стаций каждого из зоогеографических участков.



Фаунистические районы восточной Монголии (по Кучеруку, 1944).
Названия участков:
1 — Кентейский, *2* — Ононо-Ульдзинский, *3* — Халхингольский, *4* — Даурский, *5* — Дариганго-Югодзырский, *6* — Матат-Сомонский, *7* — Ундурханский, *8* — Восточногобийский.

Для Матат-Сомонского участка характерно отсутствие в строениях человека Cricetulus curtatus (G. Allen).

Ундурханскому участку свойственно обитание в постройках джунгарского хомячка, даурского хомячка и Cricetulus curtatus.

Для Восточногобийского участка характерно обитание в жилье человека Cricetulus curtatus, хомячка Роборовского, полуденной песчанки и отсутствие в строениях даурского хомячка. Общим для всех этих участков будет то, что везде среди грызунов, населяющих жилье человека, явно преобладает домовая мышь.

По видовому составу грызунов — обитателей жилья человека Халхингольский участок островных и уремных лесов резко отличается от других. В этом участке среди грызунов синантропов преобладает серая крыса, являющаяся исконным обитателем естественных стаций данного участка. Для населенных пунктов, расположенных в пределах этого участка, характерно обитание в постройках серой крысы и домовой мыши, причем первая резко преобладает, и почти полное отсутствие других видов грызунов.

Повидимому, серая крыса, заселяя жилище человека, активно вытесняет из него всех остальных грызунов. Домовая мышь, наиболее приспособившийся спутник человека, сохраняется лишь в тех строениях и частях последних, которые недоступны для крыс, а также населяет те немногочисленные строения, в которые крыса еще не успела проникнуть. Автору в пределах участка приходилось наблюдать строительство объектов, удаленных от населенных пунктов. Сначала в них вместе с грузопотоком (продуктами) проникает домовая мышь, затем из есте-

ственных стаций вселяется крыса, быстро и начисто вытесняющая мышей.

Разберем теперь кажущееся парадоксальным исконное обитание серой крысы в бассейне Халхин-гола и отсутствие ее на всей остальной территории восточной Монголии (за исключением зоны островных лесов, прилегающей к Кентею) не только в естественных стациях, но и в строениях человека.

Серая крыса — влаголюбивая форма, а вся восточная Монголия, за исключением прихинганской части (бассейн Халхин-гола) и Кентея, отличается ярко выраженным засушливым характером климата. Эта сухость климата служит препятствием естественному расселению крысы, а малочисленность рек в восточной Монголии исключает также возможность проникновения крысы в населенные пункты по экологическим желобам. Общая редкость населения, малое количество постоянно обитаемых пунктов, кочевой образ жизни народа, занимающегося исключительно скотоводством, отсутствие железных дорог и малый грузопоток, обеспечиваемый в основном гужевым транспортом, — все это чрезвычайно затрудняло, если не исключало совершенно, пассивное расселение крысы [1].

Повидимому, все же основной причиной, ограничивающей расселение крысы, является климат. Единственный населенный пункт, куда крыса проникла из бассейна Халхин-гола, это г. Тамцак-Булак, отстоящий от реки всего на сто с небольшим километров. Дальше по направлению к г. Чойбалсану крыса не смогла занять ни одного населенного пункта, несмотря на наличие в этом участке страны значительного грузопотока. Отдельные завезенные крысы, попавшие в зону с недостаточной влажностью, не могли удержаться и вымерли. Примером этого может служить находка Аргиропуло в 1931 г. в г. Чойбалсане (Баин-Тумен) крысы-карако и полное отсутствие ее в этом населенном пункте в период с 1939 по 1944 г.

Губарев [2] пишет, что в восточных районах Ростовской области, характеризующихся недостаточным увлажнением, ни железная дорога, ни реки, ни гражданская война с большим количеством передвигавшихся эшелонов, воинских и гражданских обозов, не способствовали быстрому расселению крысы. За 30 лет крысы продвинулись в этих районах всего лишь на 15—30 км, а в Западной Сибири за этот же период крысы расселились почти по всей ее громадной территории. Губарев считает, что в восточных районах Ростовской области расселение крысы сдерживалось двумя факторами: засушливым климатом и редкостью населения, занимавшегося в основном скотоводством.

Мы видим, что оба эти фактора присущи в еще большей степени и восточной Монголии. Поэтому ожидать в ближайшее время сколько-нибудь интенсивного расселения крысы, даже в связи с возникновением на территории востока МНР ряда стационарных населенных пунктов и постройкой железной дороги, вряд ли приходится.

В нашу схему не укладываются два населенных пункта — Улан-Цирик и Солонкер, в строениях которых половину и более населения составляют степные виды грызунов. В Улан-Цирике — даурский, джунгарский хомячки, монгольская песчанка, в Солонкере — Cricetulus curtatus и монгольская песчанка. Значительная доля степных грызунов среди обитателей жилищ в этих населенных пунктах объясняется молодостью последних и недавним появлением жилищ стационарного типа. Быстро возникший в степи населенный пункт с примитивным характером стационарных построек в первую очередь заселяют те виды грызунов, которые обитают в окрестных естественных стациях и легко ужи-

---

[1] Как известно, большую роль в расселении Rattus norvegicus играет судоходство и строительство железных дорог.

ваются в человеческом жилье. Одновременно происходит завоз домовой мыши, обитающей в условиях востока МНР преимущественно в строениях человека. Затем следует довольно длительный процесс постепенного замещения домовой мышью степных грызунов, успевших занять пустовавшую экологическую нишу.

Априори можно предполагать, что видовой состав грызунов в строениях различного типа будет различным. Многим степным грызунам, легко заселяющим землянки и саманные дома с глинобитным полом, трудно «освоить» каменное здание на фундаменте. Процесс вытеснения одних видов другими в строениях различного типа также идет различно.

Из сравнительно небольшого материала, собранного нами по данному вопросу, видно, что процент домовой мыши среди грызунов, обитающих в домах, значительно выше, чем среди грызуньего населения землянок (см. табл. 2). Нередко степные виды грызунов пользуются убежищами в постройках, преимущественно примитивных, но выходит для питания за пределы человеческого жилья. Подобное использование строений человека, как наиболее удобной стации норения при отсутствии зависимости от пищевых ресурсов человеческого жилья, автор наблюдал у монгольской песчанки и даурской пищухи.

Таблица 2

Значение домовой мыши среди грызунов, обитающих в строениях различного типа в различных населенных пунктах восточной Монголии

Населенный пункт и год работы	Обследовано землянок	В них добыто				Обследовано домов	В них добыто			
		домовых мышей		прочих грызунов			домовых мышей		прочих грызунов	
		всего	в %	всего	в %		всего	в %	всего	в %
Чойбалсан, 1942	22	89	71,8	35	28,2	14	61	76,0	19	24,0
» 1944	33	128	44,2	161	55,8	33	257	62,5	154	37,5
Тамцак-Булак . .	44	4	2,8	136	97,2	22	11	11,5	84	88,5
Мунху-Ханый-Сомон	11	18	85,7	3	14,3	6	13	100,0	—	—
Далтыйн-хид . .	24	18	75,0	6	25,0	6	6	75,0	2	25,0
Всего	134	257	42,4	351	57,6	81	348	57,4	259	42,6

Почти все населенные пункты восточной Монголии настолько невелики и молоды, что не успели серьезно нарушить естественные степные ландшафты. Поэтому в строения человека постоянно заходят обитатели окрестных участков степи. Это явление создает впечатление, что в пределах востока МНР строения человека в значительно большей степени заселены степными видами грызунов, чем это имеет место на самом деле. Настоящими синантропами — сожителями человека, которые живут в строениях и питаются за счет продуктов человека, в настоящее время в восточной Монголии можно считать лишь домовую мышь, серую крысу и различные виды хомячков. Все остальные виды либо случайно забегают в человеческое жилье, либо используют последнее только в качестве убежища.

В примитивных жилищах (землянках, саманных домах без фундамента и с земляным полом и т. д.) некоторые виды грызунов селятся охотнее, чем в окружающей плакорной степи. По наблюдениям автора, в Тамцак-Булаке, Улан-Цирике, Чойбалсане монгольская песчанка селится только в участках с неровным рельефом, особенно охотно занимая мелкие, искусственно созданные неровности рельефа: кучи на свалках, канавы, котлованы, крыши землянок. Очевидно, искусственная

земляная насыпь — крыша землянки представляет собой одну из предпочитаемых норовых стаций монгольской песчанки. Естественно, что часть выходов нор, устраиваемых в крышах, открывается внутрь землянки и песчанки становятся постоянными обитателями человеческого жилья, хотя кормятся они в основном за его пределами.

Характер забегов степных грызунов в человеческое жилье легко выяснить методом сравнения сезонных изменений видового состава зверьков в строениях.

Зимой 1943/44 г. автор провел опыты по трехмесячному облову трех домов большого размера в г. Чойбалсане. Результаты получились следующие: в декабре поймано 29 грызунов, из них 13,8% степных и 86,2% домовой мыши; в январе — 56 грызунов, из них 39% степных; в феврале — 53% степных видов. Таким образом, мы видим, что с увеличением «вненоровой активности» степных видов увеличивались их частота встреч и значение среди обитателей человеческого жилья.

Таблица 3

Изменение относительного количества различных видов грызунов, отловленных в строениях человека в течение зимне-весеннего времени 1943/44 г. в г. Чойбалсане

Месяц	Всего добыто грызунов	Из них в процентах			
		домовая мышь	монгольская песчанка	полевка Брандта	прочие грызуны
Декабрь	217	72,2	11,9	15,1	0,8
Январь	280	49,0	17,4	32,1	1,5
Февраль	200	50,5	23,5	23,0	3,0
Апрель	213	40,4	12,7	45,5	1,4

При сравнении данных зимней (декабрь — февраль) и весенней (апрель) дератизации 1943/44 г. Чойбалсана (табл. 3) бросается в глаза постепенное уменьшение количества домовой мыши среди всех добываемых в строениях человека грызунов (72% в декабре, 49—50% в январе — феврале и 40% в апреле). Заметное увеличение относительного количества монгольской песчанки в феврале и полевки Брандта в апреле объясняется переходом этих видов от зимнего образа жизни к весеннему (резкое увеличение вненоровой активности) и периодом расселения. С началом весеннего расселения (разбивка зимних колоний) забеги зверьков в жилища человека становятся регулярными, и это создает видимость заселения человеческого жилья степными видами грызунов. Однако полевка Брандта в строениях человека в это время не обосновывается и по окончании периода расселения совершенно исчезает из жилищ человека, а встречаемость монгольской песчанки в них резко сокращается.

Несомненно, что при дальнейшем расширении населенных пунктов и их благоустройстве (появлении зданий на фундаменте) заселение степными видами грызунов человеческого жилья и их забеги в него резко сократятся.

В заключение остановимся на плотности грызунов в строениях человека и на эффективности дератизационных работ в условиях восточной Монголии.

Механическая дератизация при малых плотностях грызунов рентабельна лишь в случае отсутствия миграций и забегов зверьков в строения человека из окружающих естественных стаций, а при больших плотностях — вне зависимости от этих явлений.

По плотностям населения грызунов, обитающих в жилье человека, территорию восточной Монголии можно разбить на два участка: в первый входят районы, где обитает серая крыса, и второй, где она отсутствует. В районах обитания серой крысы плотности ее в человеческом жилье довольно высоки. Средние многолетние данные по ряду населенных пунктов равняются 20—30 экз. на 100 ловушко-суток. В неко-

торых населенных пунктах плотности серой крысы бывают еще выше. В одном из населенных пунктов на р. Нумургин-гол в 1941 г. средняя относительная плотность населения серой крысы равнялась 128 экз., а по отдельным строениям доходила до 260 экз. на 100 ловушко-суток (при условии трехкратного осмотра ловушек в течение суток).

Механическая дератизация в этих районах дает весьма ощутительный эффект. Например, в вышеупомянутом населенном пункте на р. Нумургин-гол в августе 1941 г. средняя плотность крыс равнялась 128 экз., в июле 1942 г.— 20 экз., а в июне 1943 г.— 6,4 экз. на 100 ловушко-суток. Это резкое сокращение численности крыс явилось результатом механической дератизации.

В районах востока МНР, где серая крыса отсутствует, плотность населения грызунов — обитателей жилья человека невелика. За ряд лет в различных населенных пунктах средняя относительная плотность грызуньего населения колебалась между 0.5 и 9 экз. на 100 ловушко-суток. Если учесть, что в населенных пунктах, где плотность была наибольшей, например в г. Чойбалсане, до половины всех добытых в жилье грызунов составляли степные виды, станет ясным, что и эти сравнительно невысокие показатели эффективности дератизации значительно преувеличены.

Опытный отлов, проводимый в одних и тех же зданиях в течение нескольких зимне-весенних месяцев, показал, что количество степных грызунов, отлавливаемых в зданиях ежемесячно, за весь период отлова (3 месяца) не уменьшилось. Это приводит к выводу, что в тех районах восточной Монголии, где отсутствует серая крыса, механическая дератизация как метод уничтожения грызунов в человеческом жилье не оправдывает расходов, на нее затрачиваемых. В то же время регулярные забеги степных грызунов в человеческое жилье создают постоянную угрозу возможности заноса ряда инфекций, из степи в населенные пункты. Здесь необходим постоянный эпидемиологический контроль и наблюдение за грызунами, живущими в населенных пунктах и их ближайших окрестностях.

Выводы

1. Основные виды, населяющие стационарные постройки человека в восточной Монголии — домовая мышь и серая крыса. Значение других видов грызунов как сожителей человека невелико.

2. Серая крыса заселяет строения человека лишь в тех районах востока МНР, где она является обычным обитателем естественных стаций (бассейны рек Халхин-гол, Онон и т. д.).

3. Расселение серой крысы по населенным пунктам остальной территории востока МНР маловероятно вследствие засушливого климата последней. В настоящее время, несмотря на тесную связь населенных пунктов, в которых обитает серая крыса, с остальной территорией страны, расселения серой крысы не наблюдается.

4. Вследствие незначительных размеров и молодости населенных пунктов восточной Монголии естественные ландшафты внутри их мало изменены и остались заселенными с большой плотностью грызунами. В результате происходят постоянные забеги ряда степных грызунов в жилища человека и наблюдаются случаи использования последних в качестве убежищ.

5. Строения человека в новых населенных пунктах заселяются ограниченным комплексом степных грызунов; затем происходит постепенная замена этих грызунов домовой мышью. На территории, где серая крыса обитает в естественных стациях, она поселяется в строениях человека, вытесняя из последних даже домовую мышь.

6. Опасность заноса грызунами инфекционных заболеваний из степи в населенные пункты восточной Монголии очень велика, так как между степными грызунами и грызунами населенных пунктов существует самый тесный контакт и постоянный взаимный обмен особями.

При увеличении размеров населенных пунктов и улучшении их коммунального хозяйства контакт между степными грызунами и грызунами населенных пунктов резко сокращается.

Литература

1. Аргиропуло, Заметки о зверях северо-восточной Монголии по сборам Монгольской экспедиции Академии Наук 1928 г., Тр. Азербайдж. микробиол. ин-та, 5, 1, 1935.—2. Губарев, Распространение серой крысы в восточных районах Ростовской области, Тр. Ростовского на Дону, гос. противочумн. ин-та, т. 2, 1941.—3. Кучерук, Фаунистические районы восточной Монголии, рукопись, 1944.

RODENTS INHABITING HUMAN DWELLINGS IN EASTERN MONGOLIA

V. V. KUCHERUK

Army plague-control unit

Summary

The author having at his disposal vast data on the species composition and distribution of rodents in Eastern Mongolia, collected by an army plague-control unit, presents in this article a scheme of the faunistic regionation of this territory. Of the 42 rodent species, registered up to the present moment in Eastern Mongolia, 23 regularly avoid settling in human dwellings (cf. list on page 176); 8 species of rodents, encountered in Eastern Mongolia and found in human habitations in other regions, have not been registered in human settlements in Mongolia (Apodemus speciosus, Micromys minutus, Cricetulus griseiventris, Clethrionomys rufocanus, Clethrionomys rutilus Microtus oeconomus, Microtus michnoi, Microtus ungurensis). Many settlements in Mongolia are of recent origin, they are of small size and have but little affected the conditions of the steppe landscape in the midst of which they are situated. Accordingly the steppe rodents visit often the buildings erected by Man (particularly the earthen ones) and sometimes settle in them. As such rare settlers we must name Ochotona daurica, Phodopus roborovskii, Meriones meridianus, Microtus (Stenocranius) gregalis. On the other hand, Cricetulus furunculus, Cricetulus curtatus, Phodopus songarus, Phaiomys brandti, Meriones unguiculatus settle regularly in human dwellings. The chief rodent inhabitants of buildings in Mongolia are the synanthrope rodents: Rattus norvegicus and Mus musculus. With the bettering of the dwellings and the growth of the human settlement as a whole Mus musculus gradually supplants the steppe rodents from it. Rattus norvegicus in its turn supplants Mus musculus. The prevalence of the rat in Eastern Mongolia is limited by the droughty climate and the small number of rivers along which usually proceeds the settling of this species. Of the natural biotopes of Eastern Mongolia Rattus norvegicus is commonly met with only in the Khalkhingol area (No. 3 of the map) in the vicinity of the Khingan ridge. It is prevalent here in human dwellings as well. The author discusses the possibility of a wider propagation of the rat over Eastern Mongolia and comes to a negative conclusion regarding it.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Е. Н. Павловский и А. Ф. Ческис. Чувствительность кошки к заражению среднеазиатскими штаммами спирохет клещевого возвратного тифа (Spirochaeta sogdianum) 97
А. В. Федюшин. Новая форма сезонной адаптации у цестод (Cestodes) оседлых птиц 101
В. С. Петров. Активная реакция почвы (pH) как фактор распространения дождевых червей (Lumbricidae-Oligochaeta) 107
Г. Г. Щеголев. О применении видоизмененного метода Лёнера для выкормки медицинских пиявок 111
Н. Ф. Мейер и З. А. Мейер. Об образовании биологических форм у Chrysopa vulgaris Schr. (Neuroptera, Chrysopidae) 115
Н. В. Лебедев. Элементарные популяции рыб 121
Т. С. Расс. Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei) 137
Д. К. Третьяков. Систематические группы карповых 149
В. И. Цалкин. К изучению линьки у настоящих оленей 157
В. П. Якимов. Онтогенетическое формирование пропорций передних конечностей у человека и млекопитающих 167
В. В. Раевский. Количественный учет соболей (Mustela zibellina L.) по зимним гнездам 171
В. В. Кучерук. Грызуны — обитатели жилищ человека в восточной Монголии 175

CONTENTS

Pages

E. N. Pavlovsky and A. F. Cheskiss. The susceptibility of the cat to infection with middle asiatic strains of the spirochaeta of tick-borne relapsing fever (Spirochaeta sogdianum) 99
A. V. Fediushin. A nem form of seasonal adaptation in the Cestodes of sedentary birds 155
V. S. Petrov. The active reaction of soil (pH) as a factor of the distribution of earthworms (Lumbricidae-Oligochaeta) 110
G. Stchegoleff. Sur l'application de la méthode de Löhner modifiée dans l'alimentation des sangsues médicinales 114
N. F. Meyer and Z. A. Meyer. The formation of biological forms in Chrysopa vulgaris Schr. (Neuroptera, Chrysopidae) 120
N. V. Lebedev. Elementary populations of fishes 136
Theodor S. Rass. Phases and stages in the ontogenesis of teleostean fishes 147
D. K. Tretiakov. Systematic groups of Cyprinidae 155
V. I. Zalkin. Studies on the moulting of genuine deer 165
V. P. Iakimov. The ontogenetic formation of the proportions of the fore limbs in man and mammals 170
V. V. Raievsky. Quantitative checking of sables (Mustela zibellina L.) in their winter nests 174
V. V. Kucheruk. Rodents inhabiting human dwellings in Eastern Mongolia 183

Ответственный редактор *Е. Н. Павловский*

Подписано к печати 5.IV. 1946 г. $5^1/_2$ печ. л. 0 уч.-изд. л.
Заказ № 181 Цена 9 р. А01446 Тираж 3000 экз.

2-я типография Издательства Академии Наук СССР, Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 9 руб.